ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
CHARGÉ DE COURS A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

ET

E.-G. RACOVITZA
DOCTEUR ÈS-SCIENCES
SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

QUATRIÈME SÉRIE

TOME DEUXIÈME

PARIS
LIBRAIRIE C. REINWALD
SCHLEICHER FRÈRES & Cie, ÉDITEURS
15, RUE DES SAINTS-PÈRES, 15

1904

TABLE DES MATIÈRES

du Tome deuxième de la quatrième série

(695 pages, XV planches, 169 figures)

Notes et Revue

(11 numéros, CXCVI pages, 100 figures)

Voir la Table spéciale des matières à la page CXCV

Fascicule 1

(Paru le 15 Avril 1904)

Fascicule 2

(Paru le 30 Avril 1904)

Fascicule 3

(Paru le 21 Octobre 1904)

Fascicule 4

(Paru le 15 Décembre 1904)

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Chargé de Cours à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e SÉRIE, T. II. NOTES ET REVUE 1904. N° 1

I

LA MATURATION DES SPERMATIDES ET LA CONSTITUTION DES SPERMATOZOIDES CHEZ LES CRUSTACÉS DÉCAPODES

(Note préliminaire)

par M. Alphonse Labbé

Chef des Travaux pratiques de Zoologie à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris.

Dans une note présentée à l'Académie des Sciences [1], j'ai montré que les spermatozoïdes des Crustacés décapodes ne ressemblaient en rien à ce qu'on avait décrit antérieurement. Les mémoires de

[1] Labbé (A.). — Sur la spermatogénèse des Crustacés décapodes (*C. R. ac. Sc.*, 27 juillet 1903).

Grobben [1], de Hermann [2], de Gilson [3], de Sabatier [4], pour ne citer que les plus importants, semblaient cependant avoir fait connaître le développement complet des spermatozoïdes; mais, leurs figures qui sont reproduites dans tous les traités, correspondent à un stade de développement qui n'est nullement le terme final de l'évolution du spermatozoïde : elles correspondent à des spermatozoïdes non mûrs. Le spermatozoïde mûr des Décapodes n'est qu'une partie de la spermatide : il y a dans la spermatide toute une série d'organes accessoires, transitoires, qui sont destinés à disparaître quand le spermatozoïde est mûr. Et ce spermatozoïde mûr est constitué par un appareil acrosomien antérieur, renfermant les centrosomes, un noyau, et des prolongements cytoplasmiques radiés. Les transformations qui s'opèrent dans la spermatide ont été décrites si succinctement dans la note préliminaire que j'ai publiée qu'il est nécessaire de les expliquer un peu moins sommairement. Je n'aurai à citer aucun nom d'auteur, puisque ces transformations n'étaient pas connues avant la note précédente; je dois cependant observer que les auteurs antérieurs, surtout Sabatier et Gilson, ont figuré sur leurs planches quelques stades intéressants qu'ils n'ont pu expliquer ne connaissant pas le stade final. Je décrirai les dernières transformations de la spermatide dans deux types extrêmes : *Homarus vulgaris* et *Maïa squinado*.

I. Maturation de la spermatide chez *Homarus Vulgaris*. — Le stade de la spermatide que les auteurs considéraient comme le dernier est le suivant : un long cylindre à parois minces. Ce cylindre (*vésicule externe*) est formé de deux feuillets accolés : l'un, *feuillet externe* (*fe*) qui n'est autre que la membrane cellulaire, l'autre, *feuillet interne* (*fi*) qui représente les parois de la vacuole où sont les autres organes de la spermatide. Ce cylindre est ouvert à une extrémité, fermé à l'autre. L'extrémité fermée, que nous nommerons inférieure, forme une sorte de coupe à concavité supérieure, renfermant le *noyau;* un peu plus haut que cette extrémité, au-dessus de la coupe nucléaire, on voit un

[1] Grobben (C.). — Beiträge zur Kenntniss der männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden (*Arb. Zool. Inst. Wien*, I, 1878).

[2] Hermann (G.). — Notes sur la structure et le développement des spermatozoïdes chez les Décapodes (*Bull. sci. Fr. Belg.*, XXII, 1890).

[3] Gilson (G.). — Etude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes. (*La Cellule* II, 191-310, 5 Pl. 1886).

[4] Sabatier (A.). — De la spermatogénèse chez les Crustacés décapodes (*Tr. Inst. Zool. Montpellier*, 1-393, 10 Pl., 1893).

anneau cytoplasmique d'où partent trois longs *prolongements radiés*. Au-dessus du noyau dans l'axe de la vésicule externe, se trouve l'appareil *acrosomien* : il est formé d'une base (*aire acrosomienne*) encastrée dans le noyau et renfermant un granule vivement colorable par les colorants basiques ; et d'un bâtonnet (*tigelle acrosomienne*[1]), situé dans l'axe de la spermatide, dont la pointe conique est fortement colorable par les colorants basiques. La tigelle et l'aire acrosomienne proviennent de deux parties différentes de la spermatide, l'une dérivant de l'idiozome, l'autre du Nebenkern. Enfin occupant l'axe de la spermatide, se trouve un deuxième cylindre : *vésicule interne* ou *acrosomienne* creusée d'un canal (*canal acrosomien*) ouvert aux deux extrémités : l'extrémité supérieure en entonnoir forme l'orifice supérieur de la vésicule externe ; l'extrémité inférieure, également élargie renferme à son intérieur la *tigelle acrosomienne*.

C'est à ce stade que l'on rencontre le plus fréquemment le spermatozoïde dans les spermatophores. Le phénomène qui se passe ensuite constitue une invagination fort compliquée. Les schémas ci-contre (fig. 1-12) ajouteront à la description un peu de clarté.

Le point nodal de l'invagination est le clivage, ou plutôt le décollement graduel du feuillet interne et du feuillet externe de la vésicule externe ; mais ce décollement est progressif en ce sens qu'il débute par la formation à l'extrémité supérieure d'une vésicule supérieure formée exclusivement par le feuillet externe, c'est-à-dire par la membrane cellulaire, tandis que le feuillet interne, c'est-à-dire la paroi vacuolaire, reste continuellement accolée avec la partie inférieure de ce feuillet externe (fig. 1). Cette vésicule supérieure se gonfle de plus en plus, et se repliant inférieurement, finit par englober dans une sorte d'amnios à 2 feuillets tout ce qui reste de la spermatide (fig. 2, 3, 4). Ce processus est nécessairement accompagné d'un élargissement de la spermatide, et d'une diminution de hauteur. La seule autre modification jusqu'ici est la diminution de hauteur de la coupe cylindrique formée par le feuillet interne. Si nous faisions à ce stade une coupe transversale, nous trouverions successivement, en allant de l'extérieur vers l'intérieur, 3 fois le feuillet externe, avant d'arriver au feuillet interne

[1] Je fais remarquer que les auteurs confondent presque tous la tigelle avec le canal acrosomien dans lequel elle est contenue. D'où des confusions souvent peu explicables.

et à la vésicule acrosomienne. Nous ferons encore une autre remarque ; dans la figure 1, nous voyons en *am* un anneau qui entoure la spermatide et est situé entre le feuillet externe et le feuillet interne : il est formé d'un double ou triple anneau de gra-

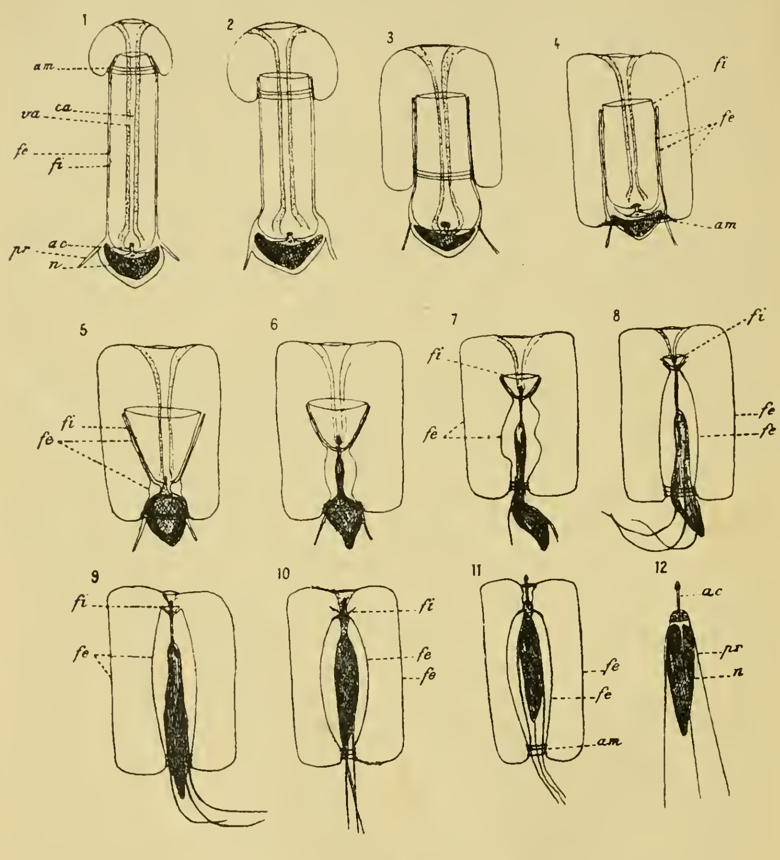


Fig. 1-12.

Fig. 1-12. — *Homarus vulgaris*. Invagination du spermatozoïde. Demi-schématique. Dans les 7 premières figures, les prolongements radiés (*pr*) n'ont pas été figurés complètement ; *fe*, membrane cellulaire ; *fi*, paroi vacuolaire ; *n*, noyau ; *ac*, acrosome ; *va*, vésicule acrosomienne ; *ca*, canal acrosomien ; *am*, anneau mitochondrien.

nulations, et ces granulations me paraissant provenir des grains mitochondriens de la spermatide jeune ; je l'appellerai *l'anneau mitochondrien*. Dans les figures, 2, 3 et 4, on voit l'anneau mitochondrien descendre, en même temps que se fait l'invagination

pour venir se placer à la partie inférieure de la spermatide formant une sorte de sphincter.

C'est alors que commence à proprement parler l'invagination du spermatozoïde. Cette invagination consiste en ce que la coupe formée par le feuillet interne, de cylindroïde devient conique, puis se soulève en entraînant avec elle la pointe de l'acrosome qui se trouve au fond de sa cavité. En remontant ainsi, elle diminue de plus en plus de hauteur, et finit par devenir presque invisible : mais à ce moment l'acrosome se trouve au niveau de l'orifice supérieur de la spermatide. C'est ce que montrent les figures 5, 6, 7, 8, 9, 10 (*fi*). Le feuillet réfléchi du feuillet externe, d'abord accolé au feuillet interne (fig. 5) s'en détache progressivement au fur et à mesure que celui-ci remonte (fig. 6). Il forme au-dessous de la coupe une cavité qui s'aggrandit de plus en plus, au fur et à mesure que se fait l'invagination (fig. 7, 8). Dans la figure 8, il est encore accolé à ce qui reste du feuillet interne. Dans la figure 9, il en est totalement décollé, formant une grande cavité cylindroïde où se trouve maintenant le spermatozoïde entier. Enfin au-dessus de l'acrosome, comme le montrent les figures 6-10, la vésicule acrosomienne et le canal acrosomien disparaissent peu à peu. Les parties annexes du spermatozoïde sont donc maintenant réduites au feuillet externe, c'est-à-dire à la membrane cellulaire qui s'est invaginée comme un doigt de gant, ou plutôt qui figure une sorte de gastrula où l'orifice d'invagination est fermée par un sphincter formé par l'anneau mitochondrien, tandis que persiste à l'autre extrémité l'orifice supérieur de la spermatide.

Voici donc comment se comportent les parties annexes du spermatozoïde ; voyons maintenant comment se constitue le spermatozoïde lui-même. Nous avons vu précédemment que la tigelle fait saillie dans le fond de la coupe formée par le feuillet interne. Lorsque cette coupe se soulève, l'acrosome est entraînée avec elle : il en résulte que sa base ou aire acrosomienne est entraînée avec lui et cette partie prend une forme cylindroïde (fig. 5, 6, 7). Le noyau et les filaments radiés qui sont derrière l'acrosome suivent le mouvement et s'étirent pour passer par l'orifice que ferme le sphincter mitochondrien. La tigelle arrive ainsi jusqu'à l'orifice supérieur à travers lequel elle fait saillie, l'espace acrosomien reste au-dessous d'elle, et, enfin, à l'extrémité postérieure, le noyau a pris une forme longuement ovoïde. Les filaments proto-

plasmiques prennent naissance du cytoplasme au-dessus du noyau et dépassent ordinairement l'orifice inférieur : c'est cette particularité qui m'a, du reste, mis sur la voie de l'invagination du spermatozoïde.

Le spermatozoïde complètement invaginé a donc la forme suivante : une tigelle acrosomienne certainement contractile, car sa longueur est variable, terminée supérieurement par un bouton conique. A sa base, un espace acrosomien triangulaire ou quadrangulaire renfermant la granulation qui doit représenter le centrosome ; trois prolongements radiés, d'origine cytoplasmique, partant d'une sorte d'anneau situé au-dessous de l'espace acrosomien ; un noyau ovoïde postérieur. Les autres parties sont purement accessoires et forment simplement une sorte de kyste autour du spermatozoïde. Elles se réduisent du reste beaucoup plus tard : au début, l'enveloppe spermiale mesure 12 μ de long sur 10 μ de largeur ; mais la largeur diminue, la membrane cellulaire se flétrit, et c'est vers ce moment que le spermatozoïde se *dévagine* tout naturellement pour devenir libre. J'ai à peine besoin de dire que le spermatozoïde des Crustacés n'est plus la forme *immobile* que l'on connaissait, et que tel que nous venons de le décrire, il est doué de mouvements assez vifs, quoique moins rapide que ceux des spermatozoïdes filiformes. L'acrosome se meut en avant et les prolongements radiés qui n'ont plus la rigidité qu'on leur connaissait autrefois, servent d'organe de locomotion.

II. Les spermatozoides de *Maïa squinado*. — Les spermatozoïdes de *Maïa squinado* sont également très différents de ce que l'on avait décrit jusqu'ici [1]. Ici la complication résulte de la présence de deux formes qui semblent très différentes comme structure finale et comme évolution ; l'une est *eupyrène*, l'autre *apyrène*, mais ce dimorphisne ne ressemble pas à celui qu'on a décrit chez divers Mollusques et que les beaux travaux de Meves ont élucidé chez la Paludine.

1° *Forme eupyrène*. Cette forme est celle que l'on trouve le plus fréquemment dans les spermatophores ; la forme apyrène est cependant assez commune pour qu'on puisse trouver étonnant que les auteurs ne l'aient point aperçue. J'ai déjà décrit les premières

[1] Brandès (G.). — Die Spermatozoen der Dekapoden (*S. B. Ak. Berlin*, XVI, 1897) et : Die Einheitlichkeit im Bau der tierischen Spermatozoen (*Verh. Deutsch. Zool. ges.*, 1897). Cet auteur a seul entrevu la forme eupyrène, mais son observation n'est pas exacte, comme je le montrerai ultérieurement.

transformations de la spermatide, qui sont, du reste, presque identiques chez tous les Décapodes. La figure 13 montre la structure d'une forme eupyrène telle qu'on la rencontre en général dans les spermatophores (c'est le spermatozoïde des auteurs). La forme est ovoïde très surbaissée, presque sphérique ; à l'intérieur de la vésicule externe ou membrane cellulaire, on voit la vésicule interne non plus cylindrique comme chez le Homard, mais sphérique, percée du canal acrosomien. La vésicule externe formée par la membrane *cellulaire* et ce qui reste du cytoplasme est ouverte à la partie supérieure où se trouve d'ordinaire un anneau mitochondrien. Toute cette région est fortement chromatique ; les 4, 5 ou 6 prolongements radiés qui en partent, non plus longs et filiformes comme chez le Homard, mais courts et larges à la base, sont aussi fortement chromatiques. Une région en forme d'anneau plus fortement colorable indique la région nucléaire. Mais (et le fait est général chez les Brachyures) les substances nucléaires semblent mal localisées ; la chromatine semble s'être diffusée plus ou moins dans le cytoplasme, et il est difficile de dire où commence et oùfinit l'anneau nucléaire. Cela explique l'opinion de HERMANN qui pense que les prolongements radiés naissent du noyau. A la partie inférieure on voit l'acrosome avec ses deux parties essentielles : la tigelle longue et aigue, en fer de lance acérée, avec, à sa base, un granule fortement colorable (dérivée du Nebenkern). Puis l'espace acrososomien formant la base, encastrée dans le cytoplasme sous-jacent et renfermant un bâtonnet chromatique allongé (provenant de l'idiozome). La tigelle remonte assez haut dans le canal acrosomien. Quant à la vésicule acrosomienne, elle est toujours très colorable par les colorants acides, surtout fuchsine acide et Lichtgrün, et les parois du canal, épaisses, sont encore plus vivement colorables. On trouve encore souvent à l'orifice supérieur comme à l'orifice inférieur du canal acrosomien, des anneaux mitochondriens.

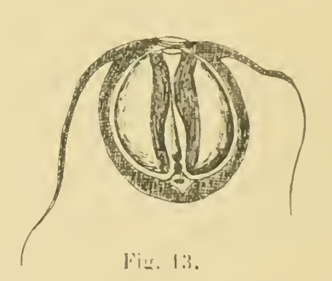


Fig. 13.

FIG. 13. – *Maïa squinado*. Spermatozoïde eupyrène non mûr, extrait des spermatophores.

La formation du spermatozoïde est différente de celle du Homard, en ce sens qu'il ne se produit qu'une invagination incomplète, le

noyau restant en dehors. Le phénomène est très facile à voir, car si l'on ouvre une femelle peu de temps après la copulation, on trouve dans les poches copulatrices aussi bien que dans l'ovaire, même entre les œufs, tous les stades de transition. Mais il est un

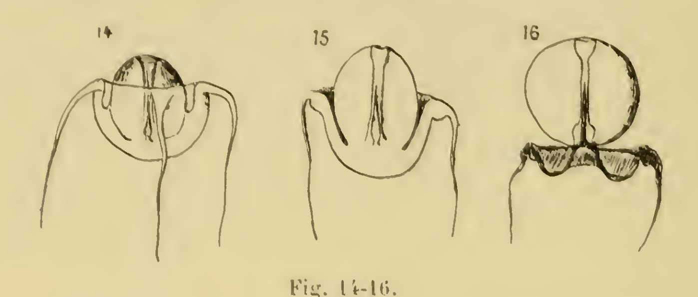


Fig. 14-16.

Fig. 14-16. — *Maia squinado*. Invagination de la forme eupyrène sous l'action de l'acide acétique. État frais. Vu en coupe optique.

moyen d'obtenir expérimentalement le spermatozoïde : me souvenant de la façon d'obtenir la sortie du filament des capsules polaires dans les spores de Myxosporidies, j'ajoute au sperme une goutte d'eau distillée avec des traces d'acide acétique, ou encore un peu d'eau iodée. On voit alors se produire sous les yeux toute la série des transformations que je vais décrire. On voit la vésicule se soulever et faire hernie par l'orifice supérieur ; celui-ci devient plus grand, les bords s'écartent, en même temps que la vésicule acrosomienne se soulève de plus en plus. Les bords formés par la membrane cellulaire se rebroussent de plus en plus, en même temps que l'acrosome monte dans le canal acrosomien et arrive à l'orifice supérieur. Les figures 14, 15 et 16, montrent l'ensemble du processus. Il faut noter que la base de la tigelle montre 3 ou 4 épaississements chromatiques en corrélation d'ailleurs avec le granule terminal qui est à 3 ou 4 branches (fig. 16), ces épaississements se comportent dans le phénomène comme de véritables ressorts : leur substance certainement plus ou moins chitinisée

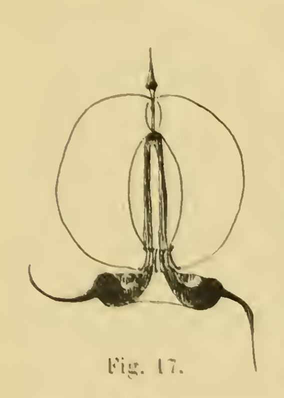


Fig. 17.

Fig. 17. — *Maïa squinado*. Spermatide eupyrène invaginée. Coupe optique.

résiste à l'acide acétique assez longtemps. On arrive ainsi à la figure 17. Les parties annexes sont constituées par une vésicule sphérique, mate, qui n'est autre que la vésicule acrosomienne gonflée de liquide albumineux, et creusée d'une cavité interne ovoïde. A l'intérieur, le spermatozoïde définitif : La tigelle acrosomienne, avec une extrémité supérieure en fer de lance montrant un granule vivement colorable, en forme d'étoile à 3 ou 4 branches si on la regarde de face, et une partie inférieure en batonnet renfermant

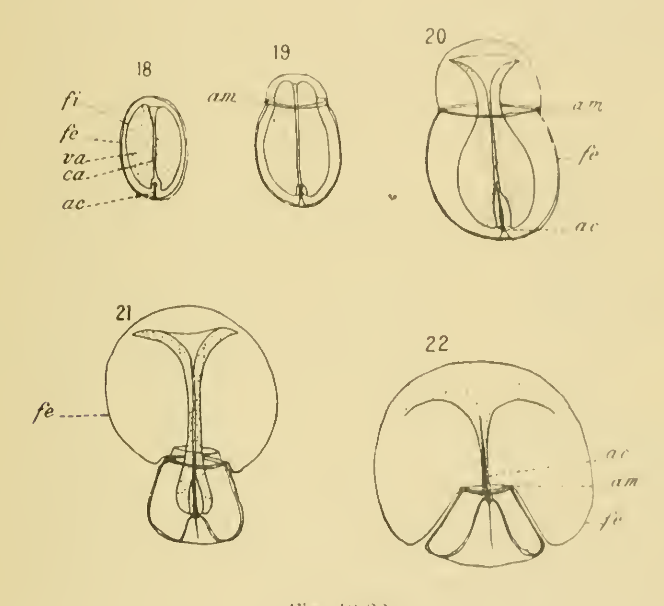


Fig. 18-22.

Fig. 18-22. — *Maïa squinado*. Spermatides apyrènes. (Mêmes lettres que les figures précédentes). Demi-schématique.

encore un granule colorable; l'aire acrosomienne en forme de trièdre ou de tètraèdre dont le sommet est occupé par le centrosome. Puis un long cylindre creux, ouvert en entonnoir évasé à la partie inférieure : les bords de l'entonnoir sont constitués par l'anneau nucléaire et portent 4-6 prolongements radiés courts et larges à la base.

La dévagination se fait par simple sortie du spermatozoïde qui se retire en arrière laissant la vésicule vide : on trouve dans l'ovaire fécondé et dans les poches copulatrices beaucoup de ces vésicules

vides ; quelques unes gardent la tigelle à l'intérieur, lorsque l'arrachement (surtout sous l'action de l'acide acétique) a été trop brusque.

2° *Forme apyrène* (fig. 18-23). Les spermatides jeunes aux dépens desquelles se forment les spermatozoïdes apyrènes sont identiques à celles qui donnent lieu aux formes eupyrènes. La seule différence est qu'elles ne présentent pas de noyau (nous verrons tout à l'heure qu'il faut faire une restriction). La spermatide tout entière montre une enveloppe à double contour vivement chromatique : elle est de forme ovoïde, présente à l'extrémité inférieure un épaississement chromatique en bâtonnet : c'est ce qui correspond au centrosome (?) des eupyrènes. A l'intérieur de la cavité se trouve la grosse vésicule acrosomienne percée du canal acrosomien, et renfermant à son intérieur la tigelle acrosomienne très acérée : il n'y a donc de différence avec la spermatide des eupyrènes que dans l'absence, ou plutôt la réduction de la chromatine. Le processus de l'invagination est tout à fait comparable à ce qui se passe chez le Homard (fig. 18-23). Il se forme une vésicule supérieure (feuillet externe) limitée par un anneau mitochondrien, qui enveloppe progressivement tout le reste de la spermatide. Mais ici le clivage de la paroi cellulaire et de la paroi vacuolaire n'est pas aussi net que chez le Homard. La vésicule acrosomienne change de forme ; toujours volumineuse, elle prend des formes d'amphore, très élégantes et ouvertes par un grand entonnoir. Lorsque la vésicule supérieure est à peu près égale à la vésicule inférieure, la vésicule acrosomienne ressemble à un pistil de plante. Lorsque la vésicule supérieure devient plus grande que la vésicule inférieure qu'elle commence à envelopper, l'acrosome commence à remonter dans le canal acrosomien, qui s'effile, et tend à disparaître. Lorsqu'enfin la vésicule supérieure (fig. 22) a complètement enveloppé le reste de la spermatide, il se produit un retournement complet de cette partie. La tigelle passe par l'orifice supérieur. Au-dessous, on voit une sorte de cylindre qui représente l'aire acrosomienne, et ce cylindre est contenu dans une cavité

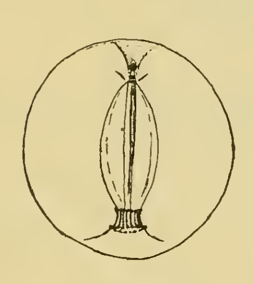


Fig. 23.

Fig. 23. — *Maïa squinado.* Spermatide apyrène invaginé.

fermée par l'anneau mitochondrien (fig. 23). Le stade final de l'invagination est comparable à celui du Homard : mais ici la vésicule externe est sphérique, creusée d'une cavité ovoïde. A l'intérieur, on ne trouve que la tigelle, courte, et l'aire acrosomienne : nous avons donc un spermatozoïde réellement apyrène, réduit à l'acrosome.

Je ne considère pas cette forme comme anormale, car elle est très fréquente, mais je ne saurai dire quel est son rôle dans la fécondation.

Je dois dire que j'ai trouvé, mais beaucoup moins fréquemment, des formes apyrènes à noyau ; je veux dire par là qu'en dessous de la spermatide se voit un noyau en forme de coupe avec prolongements radiés. Mais j'ai pu me convaincre que pour ceux-là l'invagination se fait de la même façon ; l'acrosome seul y prend part ; ni le noyau, ni les prolongements radiés n'entrent dans la cavité interne, et ces parties, après s'être séparées de l'acrosome, entrent en dégénérescence. Il faut donc penser que ces formes sont également des formes apyrènes, mais dans lesquelles le noyau et les prolongements radiés disparaissent tardivement, tandis qu'il est probable que, normalement, cette disparition se produit à un stade précoce du développement de la spermatide. Y a-t-il, dans ce cas, chute du noyau et des prolongements radiés, je ne le pense pas ; le feuillet externe a toujours une chromaticité très grande. Dans les stades jeunes, on voit très bien que c'est la vésicule acrosomienne qui semble ronger le cytoplasme et se substitue à lui, fait qui n'a rien d'étonnant, car je pense que la vésicule acrosomienne est une simple transformation graduelle chimique du cytoplasme. — D'ailleurs dans l'invagination des apyrènes, il n'y a aucun autre élément que le système acrosomien.

III. Spermatozoides des autres Décapodes. — En résumé, chez *Homarus*, comme chez *Maïa* (j'ai choisi à dessein deux types extrêmes) bien que les spermatides paraissent très différentes, de structure et d'évolution, les spermatozoïdes sont très voisins et renferment les mêmes organes essentiels : un appareil acrosomien, un noyau et des appendices cytoplasmiques radiés. Tout ce qui se passe dans les spermatides, aussi bien chez le Homard que chez le Maïa n'est qu'une série de phénomènes accessoires, ayant pour but d'envelopper le spermatozoïde dans des membranes protectrices. Les causes de ces phénomènes complexes sont de deux sortes : il

est des *causes organiques* qui ont leur siège dans la croissance et dans les transformations chimiques du cytoplasme de la spermatide. Il est des *causes physico-chimiques* dont la principale est la variation de pression osmotique dans les membranes qui enveloppent la spermatide ; ces derniers facteurs sont certainement les plus importants, car j'ai pu reproduire expérimentalement des phénomènes analogues. Toute cette biomécanique sera discutée dans un mémoire en préparation.

Chez les autres Brachyures que j'ai pu étudier, (*Cancer pagurus*, *Carcinus mœnas*) nous trouvons deux formes de spermatozoïdes, l'une apyrène, l'autre eupyrène, très voisines de celles du Maïa,

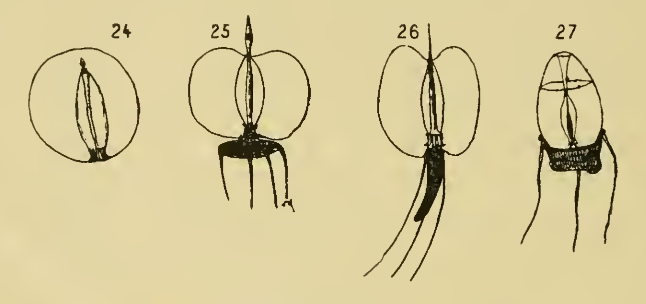


Fig. 24-27.

Fig. 24. — *Carcinus mœnas*. Spermatide apyrène invaginé.
Fig. 25. — *Carcinus mœnas*. Spermatide eupyrène invaginé.
Fig. 26. — *Eupagurus bernhardus*. Spermatide invaginé.
Fig. 27. — *Eupagurus bernhardus*. Spermatide avant l'invagination du spermatozoïde.

(fig. 24-25). Chez *Stenorhynchus*, je n'ai pas trouvé de forme apyrène.

Les Pagurides présentent des formes de spermatozoïdes intermédiaires par leurs caractères entre ceux des Brachyures et ceux du Homard (fig. 26-27). Le spermatozoïde est cylindroïde (comme chez le Homard) avec un long acrosome en fer de lance comme chez *Maïa*. L'invagination est presque complète, comme chez le Homard.

Les genres *Galathæa*, *Porcellana*, présentent des spermatozoïdes également voisins de ceux des Pagures, avec quelques différences de détail. Je noterai surtout chez *Galathæa rugosa* la grandeur du noyau, et chez *Porcellana platycheles*, la longueur extraordinaire des prolongements radiés. — Chez l'Ecrevisse, le spermatozoïde est très voisin de celui du Homard.

Je ne parlerai pas des spermatozoïdes de *Palinurus* qui sont fort voisins comme constitution de ceux des *Squilla* et sur lesquels je n'ai pas suffisamment de données. Il en est de même de ceux des Caridées que dans l'état actuel de nos connaissances, il est difficile de rapprocher de ceux des autres Décapodes.

Il y aurait lieu, outre les spermatozoïdes des Caridées et des Schizopodes de réétudier ceux des Myriopodes (*Iulus* ou *Pachyiulus* principalement), car les observations récentes de SILVESTRI sur la fécondation sont bien étranges et me font croire à une structure du spermatozoïde voisine de celle des Décapodes et différente de ce qui est connu actuellement.

IV. CONSTITUTION DE L'ACROSOME ET ORIENTATION DU SPERMATOZOIDE. — Nous avons vu que l'acrosome chez les Décapodes est toujours constitué de deux parties :

a) Une *base* que j'ai nommée dans les descriptions précédentes l'aire acrosomienne : c'est l'espace triangulaire situé entre le noyau et la vésicule acrosomienne : cet espace au début semble enfoncé comme un coin dans le noyau, en même temps qu'il montre en son centre une granulation, ou plutôt un bâtonnet court, perpendiculaire à l'axe de la spermatide, bâtonnet qui est intensivement colorable par les réactifs basiques ; à l'état frais, l'aire acrosomienne a l'aspect d'une zone triangulaire claire avec un bâtonnet vivement réfringent. Plus tard, le bâtonnet peut remonter jusqu'à la tigelle à laquelle il sert de base.

b) Une *tigelle*, qui varie de forme avec les espèces, tantôt en bâtonnet terminé par un renflement conique obtus comme chez le Homard, tantôt en fer de lance (Brachyures, Pagurides). Le sommet porte une granulation vivement colorable par les colorants basiques. Chez le *Maïa*, ce n'est pas un granule sphérique, mais une masse à 3 ou 4 branches. Or la base de la tigelle est également constituée par 3 ou 4 ressorts fortement chromatiques, qui jouent un rôle dans l'invagination de l'acrosome. On trouve, en outre, vers la moitié de la tigelle, un segment colorable par les colorants basiques, mais moins fortement. En somme, dans l'acrosome, on trouve superposées trois granulations chromatiques pouvant correspondre aux centrosomes. — J'ajouterai que tout cet appareil est contractile, et que ses apparences varient suivant que l'acrosome est rétracté ou entièrement dévaginé.

Quels sont les organes de la spermatide qui donnent naissance

aux deux parties de l'acrosome ? La base avec sa granulation chromatique, logée dans une encoche du noyau, me paraît correspondre à la sphère accompagnée du centrosome, qu'on peut observer dans la spermatide jeune : elle semble donc être l'*idiozome* de MEVES (Sphère et centrosome). Quant à la tigelle, elle provient d'une grosse granulation ovoïde entourée d'un espace clair qui se trouve déjà dans les spermatocytes, et que nous appellerons simplement un *Nebenkern*, ne voulant pas préjuger de la question de savoir si ce nebenkern correspond à un autre organe cellulaire. Ce nebenkern se place à la base de la vésicule acrosomienne, au-dessus de l'idiozome, et est lié intimement avec la vésicule acrosomienne. Plus tard, il s'allonge, forme la tigelle, et s'appuie sur l'idiozome avec lequel il entre en connexion.

Nous devons donc distinguer dans l'acrosome : l'idiozome et la tigelle qui sont d'origines différentes. Ceci nous amène à discuter brièvement les raisons pour lesquelles nous assimilons ces deux parties à l'acrosome, ou plutôt au « Spitzenstück ». Nous trouvons dans le spermatozoïde mûr des Décapodes un noyau, une partie cytoplasmique, représentée en majeure partie par les prolongements radiés, et l'appareil acrosomien. Il en résulterait que, ici, il n'y aurait pas de segment intermédiaire. Si nous orientons le spermatozoïde en sens inverse, c'est-à-dire le noyau en haut, nous aurons derrière lui l'idiozome, et la pointe formée par le Nebenkern, ce qui à première vue paraîtrait plus logique. Dans ce cas, tout l'appareil acrosomien répondrait au segment intermédiaire.

Mais la position de la pointe acrosomienne paraît bien être antérieure, et cette situation est encore indiquée par la direction des prolongements radiés. S'il y a un acrosome, il n'y aura pas de segment intermédiaire. Mais nous ne savons pas encore comment se comportent ces diverses parties dans la fécondation. Du reste, que notre acrosome soit vraiment un acrosome ou qu'il représente le segment intermédiaire, il est indubitable que l'appareil acrosomien entier représente le système centrosomien, et, ce fait étant constaté, les discussions sur l'homologie morphologique des diverses parties ont certainement une moindre importance. Je discuterai plus longuement la signification des diverses parties de l'acrosome dans le mémoire in-extenso qui est en préparation.

COMPTES RENDUS BIBLIOGRAPHIQUES

II

Valéry Mayet. — Catalogue raisonné des Reptiles et Batraciens de la Tunisie. [*Exploration scientifique de la Tunisie. Zoologie, Reptiles et Batraciens. Paris, Imprimerie nationale*, 1903, 32 p.].

Boulenger est le premier qui, en 1891, publia un travail d'ensemble sur la faune des Reptiles et Batraciens de Tunisie, à l'aide de matériaux recueillis par l'Exploration scientifique du Protectorat. Depuis, et grâce à la sécurité qui règne maintenant dans ce pays, d'autres renseignements, dus surtout à l'activité de M. Em. Olivier, sont venus s'ajouter aux anciens. M. Valéry Mayet a pensé, avec raison, qu'il était temps de reprendre cette question et il vient de publier une revision de ces deux groupes si intéressants au point de vue chorologique. Son catalogue dressé avec la conscience qui caractérise ses travaux, contient l'énumération de 44 espèces de Reptiles et, comme il fallait s'y attendre, de 7 espèces de Batraciens seulement. Il est peu probable que des recherches ultérieures puissent allonger de beaucoup cette liste, si ce n'est dans les Sauriens et Ophidiens, aussi pouvons-nous considérer le travail de M. Mayet comme susceptible de fournir une base solide aux considérations chorologiques.

Les Cheloniens sont représentés par 3 espèces, communes dans la région Méditerranéenne. Les Sauriens ne fournissent qu'un Caméléon, mais 5 Geckos, 9 Lacertides et 6 Scinques, plus 2 Agamides, 1 Varan et 1 Saurien apode le *Trogonophis Wiegmanni* Kaup. Les Ophidiens sont au nombre de 15, dont 5 venimeux et même très dangereux comme le *Naja Haye* L., la *Vipera lebetina* L. et le *Cerastes cornutus* Forsk.

Les deux groupes qui forment l'objet de ce travail ne présentent pas d'espèces endémiques proprement dites, les deux ou trois formes décrites comme telles sont plutôt des variétés locales de peu d'importance morphologique. Le fait n'a rien qui puisse nous étonner étant donné que les limites politiques de ce pays ne circonscrivent en aucune façon une région naturelle. La Tunisie présente par contre de l'intérêt comme aire de jonction des faunes méditerranéennes orientales et occidentales dont l'extension parait converger vers ce point.

E. G. R.

III

International catalogue of scientific literature. L. General Biology [*London, Published for the International council by the Royal Society of London*, Vol. XVI, August 1903, XIII + 144 p.]. Prix 10 shillings 6 pence.

Il est inutile d'exposer comment la Société royale de Londres, après avoir mené à bonne fin le « Catalogue of scientific papers », vint à proposer une entente internationale pour cataloguer tous les travaux scientifiques à partir de 1901. Le monde savant est au courant des démarches de cette célèbre Académie et de l'heureuse réussite de ses projets. Les différents comités nationaux fonctionnent depuis trois ans, le comité central de Londres, a pu commencer la publication des 17 volumes annuels qui doivent renfermer le répertoire complet de tous les travaux de science pure.

Nous avons sous les yeux le volume consacré à la Biologie générale, paru en Août 1903, qui contient les titres des travaux de 1901 et partie de ceux de 1902, moins les mémoires parus en Autriche. C'est une brochure de 142 sur 216 mm. contenant les chapitres suivants :

1) Une préface exposant l'histoire de l'entreprise, son but, son organisation et les renseignements utiles sur le catalogue.

2) Les adresses du bureau central et des bureaux nationaux.

3) Des instructions sur l'emploi du catalogue.

4) La liste des divisions (chapitres et paragraphes) admises pour le classement par

nature des sujets traités, avec les notations chiffrées correspondantes, ainsi qu'une table des matières de ces divisions groupées par ordre alphabétique. Cette liste est publiée en Anglais, Français, Allemand et Italien, les quatres langues officiellement admises.

5) Le catalogue des travaux, rangés par ordre alphabéthique des noms d'auteurs.

6) La liste des travaux groupés par divisions correspondant aux sujets traités.

7) Une liste des titres des publications consultées avec les abréviations admises.

Sont compris dans cette bibliographie de la Biologie générale :

« *a*) Les travaux sur les méthodes et les recherches communes à toutes les branches » « de la science biologique. »

« *b*) Les travaux sur la morphologie, le développement ou la physiologie des orga- » « nismes vivants en général ne se rapportant pas spécialement aux animaux et aux » « plantes. »

« *c*) Les travaux se rapportant à l'étude de la cellule en général. »

L'organisation d'une entreprise gigantesque comme celle du Catalogue scientifique international a dû demander un effort considérable. Le retard dans l'apparition des volumes et plusieurs petites imperfections qu'on constate dans leurs rédactions sont donc naturels et excusables ; il n'est pas douteux qu'avec le temps on n'arrive à publier plus vite et mieux. Il faut espérer aussi que cette entreprise, très officielle, présente assez de souplesse dans son organisation pour s'adapter aux besoins nouveaux que crée la transformation constante de la science.

Il est cependant une question qui paraît définitivement tranchée et non dans le sens qui, à première vue, aurait semblé le plus logique. On a adopté pour indiquer le contenu des mémoires le principe de la notation chiffrée, principe qui semblera discutable à bien des personnes, mais qui néanmoins a beaucoup de partisans. Mais au lieu de se servir de la classification décimale, en usage depuis longtemps dans les publications similaires et dans les bibliothèques, système pourvu déjà d'un dictionnaire complet et d'un public familiarisé avec ses règles, on a créé de toutes pièces une nouvelle notation, plus arbitraire, semble-t-il, que l'ancienne et moins commode à retenir. Il y a peut-être de bonnes raisons qui ont milité en faveur de ce changement, mais on ne les fait pas connaître. Il serait pourtant nécessaire d'être éclairé à ce sujet, ne fût-ce que pour ne pas avoir la tentation de croire que la Commission internationale s'est laissée tenter par le vain plaisir de faire « autre chose » que les entreprises antérieures.

Quoiqu'il en soit à cet égard, l'apparition du Catalogue international a dû être attendue avec une grande impatience par beaucoup d'hommes de science, mais certainement avec plus de calme par les zoologistes. La zoologie a été, en effet, toujours privilégiée au point de vue bibliographique, et les excellentes publications qui se sont consacrées à ce but, facilitent depuis longtemps le travail de ses adeptes. Je suis sûr d'être l'interprète de mes confrères en déclarant que leur disparition serait infiniment regrettable, car la Bibliographia zoologica, le Zoological Record, les publications du Concilium bibliographicum, etc., répondent mieux à nos besoins professionnels que le Catalogue international. La Bibliographica zoologica, par exemple, ne fournit pas seulement les renseignements nécessaires sur la zoologie pure, mais aussi sur les sciences connexes comme la paleontologie, la physiologie, la biologie générale, l'anthropologie, etc. Il est certain que le lecteur trouvera plus commode, et l'abonné plus économique, d'avoir affaire à un volume qu'à cinq ou six.

Et je crois que les anatomistes auront la même préférence pour l'Anatomischer Anzeiger, et que les géographes s'adresseront plus volontiers à l'excellente Bibliotheca geographica de O. Baschin, qu'aux volumes multiples du Catalogue international.

Ces bibliographies spéciales doivent donc être soutenues, encouragées et perfectionnées ; elles ne font pas double emploi avec le Catalogue international et constituent un instrument de travail qui a fait ses preuves.

E. G. R.

Paru le 23 Octobre 1903.

Les directeurs :

G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Le gérant : Charles Schleicher.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail. Paris (6e) — Téléphone : 704-75

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Chargé de Cours à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e SÉRIE, T. II. NOTES ET REVUE 1904. N° 2

IV

THE DEVELOPMENT OF PHASCOLOSOMA

(Preliminary Note)

by JOHN H. GEROULD Ph. D.

Dartmouth College. Hanover, N. H. United-States.

Thanks to the generous hospitality of the late director and founder of the Laboratoire Lacaze-Duthiers, I have been enabled to extend the studies upon the embryology of Phascolosoma which I began in America at the private laboratory of Dr. Alexander Agassiz at Newport R. I. This work, which is nearly completed, consists in the study of the entire course of development of *Phascolosoma vulgare* Blainville, of the English Channel and, with the exception of the later stages of cleavage, of *Ph. Gouldii* Diesing, of the coast of the United States. I have studied also the eggs and larval development of *Ph. elongatum* Keferstein, the smaller species, of a darker brown color, which is found in such abundance with *Ph. vulgare* at Pempoul, near Roscoff.

The chief results of these studies are here summarized.

OÖGENESIS. The oocytes of *Ph. vulgare* and of *Ph. Gouldii*, as is well-known, become detached from the ovary or genital cord and fall into the cœlom, where they increase in size from 25 μ to 180 μ in diameter. The nucleus meanwhile occupies a central position. The spherules of basichromatin which are scattered through the nucleus increase in size and abundance; granules of oxychromatin become collected together in transitory nucleoli. A dense, finely granular layer of the cytoplasm immediately surrounding the nucleus extends gradually toward the surface of the egg. Radiating lines of granules pass outward from this layer through the superficial cytoplasm, and are evidently prolonged into the fine protoplasmic processes which surround the egg. The chitinous vitelline membrane becomes secreted around the proximal extremities of these processes, thus producing the pore-canals of the *zona radiata* (vitelline membrane).

The egg of *Ph. elongatum* Kef. is ovoid, like a hen's egg, more opaque than that of *Ph. vulgare* and of a greater specific gravity. It is surrounded for a considerable time by follicular cells, which partially cover its perforated vitelline membrane. This egg is unlike that of the *Ph. elongatum* upon which SELENKA's [1] observations at Villefranche were made, which is spherical. The development of the *Ph. elongatum* of Roscoff, which is evidently the species which KEFERSTEIN [2] originally described from specimens collected at St. Vaast, differs also in several respects from that of the southern form (e. g. in the absence of lateral bristles in the larva, etc.).

BREEDING SEASON AND EGG-LAYING HABITS. The breeding season of *Ph. vulgare* at Roscoff extends from the middle of June to the middle of September. Ova that are ready for maturation, having the first polar spindle in the metaphase, are swept from the cœlom into the nephridia by the action of the cilia of the nephrostome. In the male, mature spermatozoa, which are inactive until extruded into the sea-water, are in like manner driven into the nephridia. Spermatozoa are ejected in cloud-like jets through the nephridiopores. Contact of the spermatozoa with the skin stimulates the mature

[1] SELENKA, E. Eifurchung und Larvenbildung von *Phascolosoma elongatum* Kef. (*Zeitsch. für. wiss. Zoologie*, XXV Bd., p. 442-450, Taf. XXIX-XXX, 1875).

[2] *Zeitsch. für wiss. Zoologie*, XII Bd., 1863.

females in the vicinity and hastens the deposit of eggs, which are forcibly ejected in showers.

A few hours before egg-laying occurs, the nephridia become distended with a clear fluid, which is perhaps sea water, into which the sexual products are swept. General muscular relaxation, which is caused in part by weak illumination, facilitates this process. The time of egg-laying (usually between 8 p. m. and 4 a. m.) can be hastened only very slightly by keeping the animals in the dark. There is an established rhythm in egg-laying, which is independent at present of external surroundings.

MATURATION AND FERTILIZATION. The bullet-shaped head of the spermatozoön, upon entrance into the cytoplasm, rotates 180° about its transverse axis, and a small astrosphere, which contains a

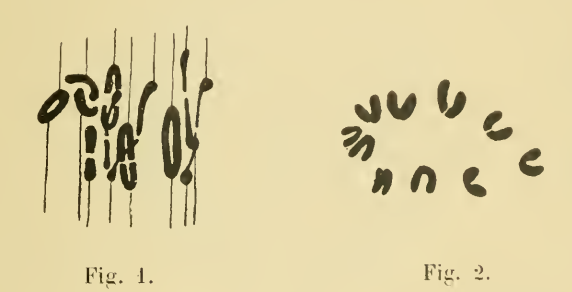


Fig. 1. Fig. 2.

FIG. 1.— Chromosomes of the first maturation spindle, viewed from the side.

FIG. 2.— Chromosomes of the second maturation spindle, as seen in a section oblique to the long axis of the spindle.

minute centrosome, appears at its base in the region of the middle piece. At this time, the protoplasmic processes which surround the egg disappear, and are probably retracted into the cytoplasm. The astrosphere precedes the sperm nucleus to the centre of the egg, while the first polar body is being formed. A deeply-staining rod connects the astrosphere with the nucleus. Having reached the centre of the egg, both sperm nucleus and its centrosome increase greatly in size, but neither of them divides.

The spindle of the first maturation division has ten chromosomes (the reduced number), which have the shape of elongated rings or rods, which lie *parallel* to its long axis (Fig. 1). These rings break apart in the middle by a reduction division, each forming two U-shaped chromosomes, which are characteristic of the second

maturation spindle. In the latter, the U-shaped chromosomes lie *transversely* to the length of the spindle, with the curve of the U touching its equator and with the points directed outward (Fig. 2). The chromosomes then become divided, each at the curve of the U, where the spindle fibres are attached. This is the completion of the process of longitudinal splitting, and is therefore an equation division. Thus, in Phascolosoma, the usual order of maturation divisions is reversed. It is an example of what Korschelt and Heider [1] have called a « Præreductionsdivision. »

The sperm nucleus with its large astrosphere awaits in the middle of the egg the female pronucleus. The aster of the latter, which has been derived from the second maturation spindle, becomes smaller, but does not completely disappear. In the middle of the enlarged astrosphere of the sperm nucleus a minute astrosphere appears, which contains the centrosome and is immediately surrounded by prominent curved astral fibres. When the two pronuclei meet between the animal pole and the centre of the egg, each is accompanied by its own aster. The position of the respective astrospheres and the difference in size between the asters which surround them make their identification easy, until equality in size is established between the two. When this occurs, they have already moved to the opposite poles of the plane of contact between the two pronuclei.

Segmentation of the Egg. The most striking features of the cleavage are :

I. The large size of the first quartette of « micromeres », which in the three quadrants A, B and C (ventral in the embryo) somewhat exceed in size the « macromeres » or blastomeres at the vegitative pole.

II. The alternating directions of the spindles of segmentation in successive stages up to 48 cells, and in certain regions of the egg still further, which accord completely with the usual type of spiral cleavage.

III. The presence at the active pole in the 48-celled stage of the rosette, cross and intermediate cells, which are characteristic of Annelids and represented also in Molluscs and other groups (Fig. 3). The rosette and intermediate cells, which are all of nearly

[1] Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte, Allgemeiner Theil, Zweite Lieferung (*Iena*, 1903).

equal size, form a Greek cross, which extends across the active (anterior) pole of the egg. The « cross cells » are larger than the others just mentioned, and lie in the angles of this figure. The intermediate cells are formed in the 36-48-celled stage by radial cleavage, which however shows a trace of the læotropic spiral.

Immediately behind these cells, that are destined to form the apical plate of the trochophore, are the sixteen large « primary » cells of the prototroch, which form a complete girdle around the egg, except that in the mid-dorsal line the cells in the two dorsal quadrants come into contact merely at a point, instead of along a line as is the case at the junctions of the other quadrants.

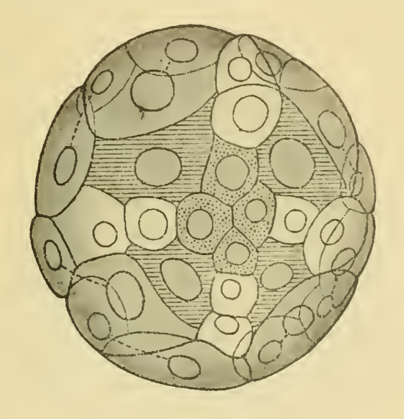


Fig. 3.

Fig. 3.— Cells at the active pole in 48-celled stage of *Ph. vulgare*. Rosette cells dotted, intermediate cells unshaded, cross cells barred. One " primary " prototroch cell has been purposely omitted.

The cells of the posterior hemisphere at this stage are (1) the daughter cells of the three ventral micromeres of the second quartette (2a — 2c), which are to furnish the girdle cells that bear the postoral circlet of cilia in *Ph. vulgare* and perhaps also the three « secondary » prototroch cells, (2) the descendants of 2 d, the two large cells which give rise to the somatic plate (dorsal in the embryo), (3) the third set of micromeres (3 a — 3 d) which are to form ectoderm and (4) the common mother cells of both endoderm and mesoderm (3 A — 3 D).

IV. The mesoderm arises from the dorsal representative in the 48-64-celled stage of the fourth group of micromeres (viz. 4 d).

V. There is no appreciable segmentation cavity. The trochoblasts flatten out and crowd backwards over the large cells of the somatic plate, and the endoderm cells become covered by the growth of somatic plate in a sort of epibolic gastrulation.

THE TROCHOPHORE. A typical top-shaped trochophore (Figs. 4 and 5) is formed. The apical plate consists of numerous small cells in the midst of which is a group of four larger cells, the *definitive rosette* (Fig. 4, *ros*), which arises from the rosette of the 48-celled stage by an arrest in the cleavage of the four apical cells after one or two divisions. This rosette, which has its homologue in *Sipunculus nudus*, bears long sensory flagella. The prototroch is covered

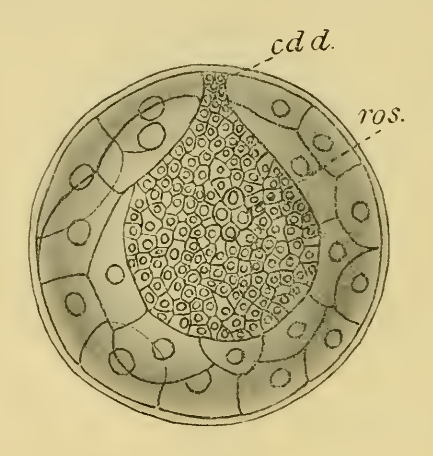


Fig. 4.

FIG. 4.—Anterior surface of trochophore of *Ph. vulgare*, showing apical plate and complete prototroch. *cd. d.* dorsal cord of ectoderm. *ros*, definitive rosette.

with short cilia, and in *Ph. vulgare* an isolated postoral circlet of longer cilia is situated behind the prototroch and separated from it by a short interval. This postoral circlet is retained until the larva is about five days old (Fig. 7), the cells of the prototroch having been absorbed in the meantime and the yolk membrane having been shed. A preoral circlet is present in the larva, and is prominent in the trochophore of *Ph. Gouldii* which lacks the postoral circlet.

Growth of the somatic plate ventrad on each side plays an important part in the development of the trochophore. The cells of the somatic plate divide by bilateral cleavage. Spindles appear

synchronously in corresponding cells of the two sides, each lying at right angles to the chief axis of the embryo and parallel to the surface.

The stomadæum is formed before elongation begins (24 hours) by an invagination of ectoderm immediately in front of the region of the blastopore, which has been closed by the growth of the

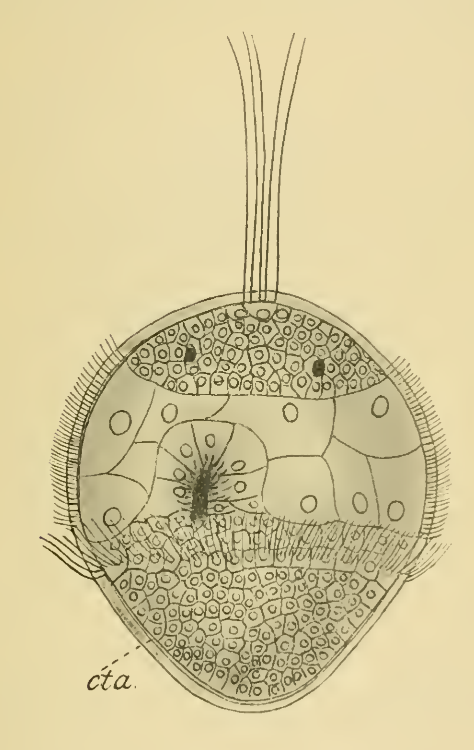


Fig. 5.

Fig. 5.— Ventral surface of trochophore of *Ph. vulgare*. Cilia of prototroch are shown merely on its edge. *Cta*, cuticula.

somatic plate ventrad. The proctodæum is established later (at the age of about 40 hours) by a slight invagination in the middle of the dorsal side of the trunk, which comes into contact with a solid mass of endoderm.

The ventral nerve cord appears in the trochophore as an unpaired thickening of the ectoderm along the mid-ventral line. Outgrowths extend forward from its anterior extremity on each side of the stomadæum, and unite with that part of the apical plate

which is about to form the supra-œsophageal ganglion. A pair of eye-spots (Figs 5, 7 and 8) early make their appearance in the apical plate of the trochophore.

The nerve cord in the trochophore, immediately before the metamorphosis, shows a well-marked, but transitory, division into four metameres. The same is true of the mesoblastic bands which are simultaneonsly, but transitorily, divided into a corresponding number of somites.

I have not as yet followed the development of the small cells which are early budded off from the mesodermal pole cells in Phascolosoma, as well as in Chaetopods, (Paedomesoblast of Eisig), nor have I as yet satisfied myself as to the source of the « primary » mesoderm or mesenchyme, which is present in the trochophore between the ectoderm and the mesodermal bands and gives rise to the circular muscles.

The four permanent retractor muscles are developed in part from certain ectoderm cells situated in small groups upon each side of the apical plate, which become greatly elongated, sink beneath the surface and extend backward beneath the prototroch. Four accessory retractor muscles arise in a similar manner from cells which lie between the prototroch and the post-oral circlet.

Metamorphosis into the larva. The transformation into the larva begins at the age of about forty-eight hours, when the vitelline membrane (Fig 6, *z. r.*), which is stretched by the growth of the posterior hemisphere, is torn open, and is thereupon cast off, first from the trunk and then from the cephalic (apical) and prototrochal regions. Selenka was doubtless in error when he maintained that, in *Ph. elongatum*, the yolk membrane persists and becomes the cuticula of the larva. In two species, I have watched many times the process of shedding of the membrane, and sections of the older trochophores regularly show both the vitelline membrane (zona radiata) and the larval cuticula already formed beneath it (Figs 5 and 6).

I shall elsewhere show [1] that the prototroch of Phascolosoma is homologous with the serosa or embryonal envelope of Sipunculus, as described by Hatschek [2]. In the latter, the cells of the prototroch

[1] Studies on the Embryology of the Sipunculidae. I. The Embryonal Envelope and its Homologue. (*Mark Anniversary Volume. Cambridge. Mass*, 1904. With plate XXXII).
[2] Ueber die Entwicklung von *Sipunculus nudus*. (*Arbeiten a. d. Zool. Institut Wien*, Bd. V, Heft I, p. 61-140, Taf. IV-IX, 1884).

become greatly flattened and serve as a protecting envelope for the embryo, until cast off at the time of shedding of the yolk membrane. In Phascolosoma they are large cells, heavily laden with yolk (Figs 3, 4 and 5). They form a girdle around the trochophore which is incomplete on the dorsal side, where a median longitudinal band of ectoderm cells, the *dorsal cord* (Fig 4 *cd. d*), connects the apical plate with the ectoderm of the trunk (somatic plate).

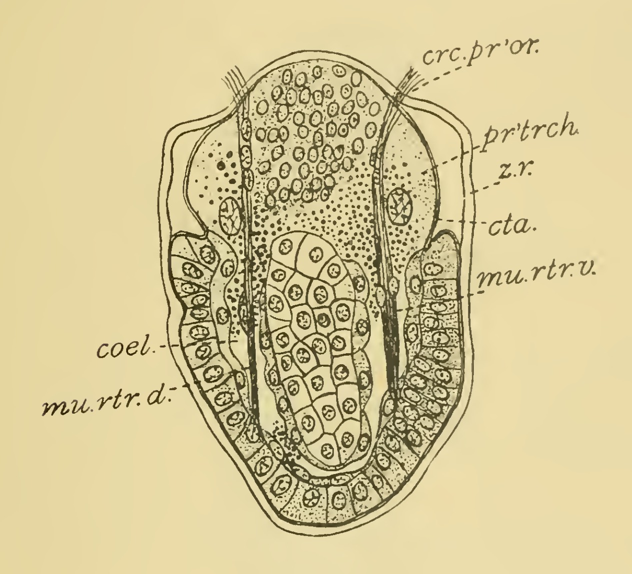


Fig. 6.

Fig. 6. — Parasagittal section of *Ph. Gouldii* immediately previous to shedding of vitelline membrane (*z. r.*), showing passage of yolk granules from the degenerating prototroch into the coelom.
crc. pr'or preoral circlet of cilia.
mu. rtr. d. dorsal retractor muscle.
mu. rtr. v. ventral » »

The ectoderm of the trunk grows forward and ventrad beneath the prototrochal area, and dorso-lateral proliferations of the apical plate extend backward under the cells of the prototroch, which meanwhile degenerate, their yolk and other metaplasmic products passing backward into the body-cavity (Fig. 6). The action of the retractor muscles, which begin to function at this time, facilitates the crowding backward of the yolk into the cœlom, which is meanwhile being formed by splitting of the mesoblastic

bands. When the closure of the sides of the body beneath the prototrochal area has been completed, the last remnants of the yolk membrane have already been cast off, and the head (apical region of trochophore) is intermittently and completely involuted by retraction into the newly formed cœlom.

The various parts of the trochophore of Phascolosoma correspond closely with those in Sipunculus, viz. the definitive rosette, apical

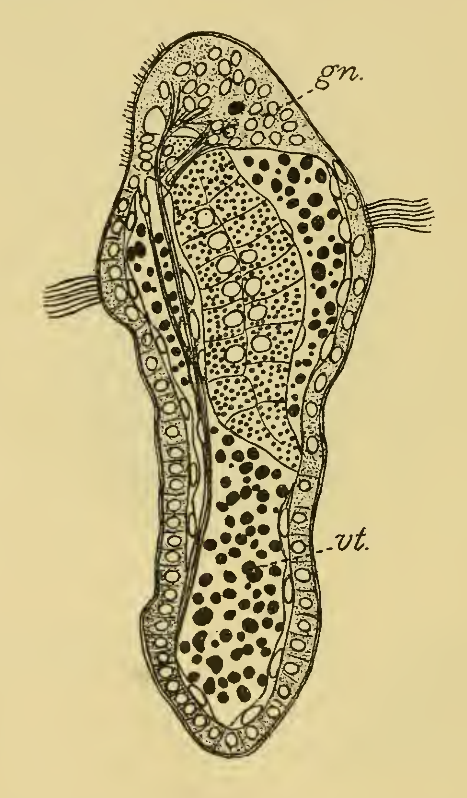


Fig. 7.

Fig. 7.— Obliquely longitudinal section of larva of *Ph. vulgare*, five days old, showing one of the ventral retractor muscles, postoral circlet of cilia, supra-œsophageal ganglion (*gn*), yolk granules (*vt*) in coelom, etc.

plate, dorsal cord, somatic plate and the prototroch (serosa, in Sipunculus), but the amnionic cavities, which are formed in Sipunculus by the sinking of the apical plate, dorsal cord and somatic plate from beneath the yolk membrane, do not exist in Phascolosoma, although the apical plate does show a tendency to

sink away from the yolk membrane. The metamorphosis of trochophore into larva in Phascolosoma and Sipunculus is strikingly similar as regards the growth of the somatic plate in the closure of the sides of the body, as well as in the casting off of the yolk membrane, but is curiously unlike in that the degenerating prototroch cells in Sipunculus become the serosa and are cast off with the yolk membrane, whereas in Phascolosoma their entire substance in the form of yolk granules is passed into the cœlom.

Larval development. No trace of prototroch remains in the larva except the floating masses of yolk granules with which the cœlomic fluid is filled (Fig. 7, vt.). These gradually are absorbed and, by the end of the first week, the larva, in all the three species which I have studied, becomes transparent. Selenka describes this yolk in the cœlom as « Blutkörperchen », but it is composed of non-nucleated spherules, whereas the true blood corpuscles in small numbers can be distinguished in the midst of it.

During the third day, when the worm-like form is assumed (Fig. 7), the larvæ sink to the bottom, where they continue to twirl on their long axes (*Ph. vulgare*) until the postoral circlet of cilia is lost. The young worm then creeps for a while by the ventral cilia of the mouth region, and at the end of the first week is ready to burrow in the muddy sand.

The nephridia develop later than in Sipunculus. In *Ph. Gouldii* they appear at about the sixty-fifth hour as ingrowths of ectoderm on each side of the ventral nerve cord, in about the middle of the body. This pair of solid ingrowths is covered with a layer of mesoderm, which is a part of the cœlomic epithelium; a cavity appears in the midst of the ectodermal rudiment, and nephrostome and nephridiopore break through.

Epidermal organs (corpuscules sensitifs et glandulaires), which consist of oval clusters of ectoderm cells, that project slightly into the cœlom and cause small elevations of the cuticula above the general surface, make their appearance at the age of about five days.

The simple prostomium of the larva grows out into two lateral flat protuberances (Fig. 8 a), while simultaneously on the ventral side a ciliated underlip is formed. Constant introversion and thrusting forth of the head is a prominent characteristic of the larva.

Recurved hooks, irregularly destributed in a band which encircles the anterior part of the body, appear in *Ph. vulgare* at the age

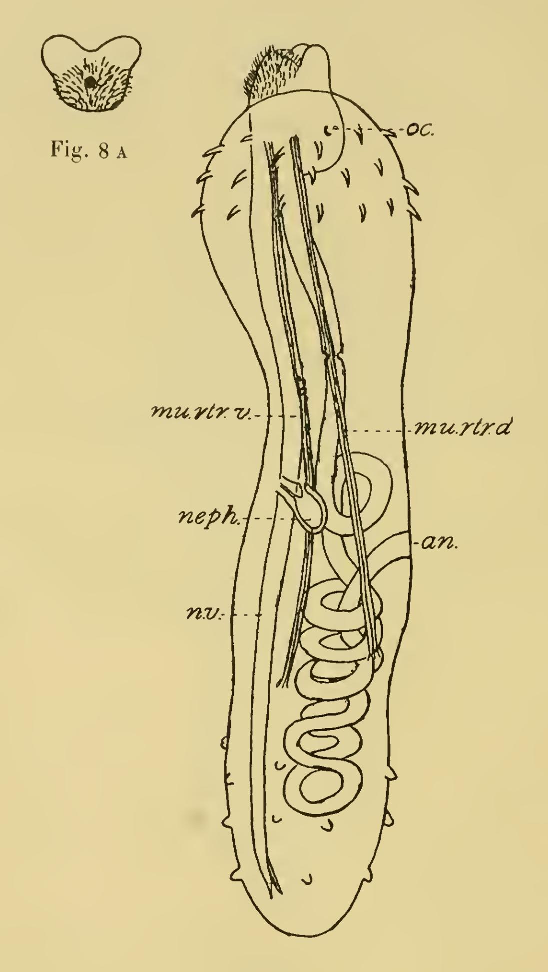


Fig. 8.

Fig. 8. — Larva of *Ph. vulgare*, six weeks old. Fig. 8 A. — Mouth and preoral lobes, viewed from in front. *an*, anus. *oc*, eye spot in supra-œsophageal ganglion, *neph*, nephridium. *n. v*, ventral nerve cord.

of six weeks, when the worm is 0.75 mm, in length (Fig. 8); they persist as the characteristic hooks of the adult. No paired lateral awl-shaped bristles, such as Selenka found in *Ph. elongatum* at

Villefranche, occur in the larva of *Ph. elongatum* at Roscoff, and no bristles are found in either *Ph. vulgare* or *Ph. Gouldii*.

I have discovered at Woods Hole, Mass., in living specimens of *Ph. Gouldii* which were from three to six centimeters long when fully expanded, a band of six or eight irregular rows of minute hooks, separated from the tentacles by a narrow interval. Slightly older specimens (6.7 cm. and 8. cm. long) apparently do not possess them, and I have found none in the adult.

These studies on Phascolosoma have thrown light on the hitherto apparently anomalous development of Sipunculus. They have shown that Phascolosoma is in most respects less highly modified than Sipunculus. The former is more like the Annelids than the latter.

The transitory metamerism of the mesoblastic bands and of the nerve cord, which I have found in the trochophore of Phascolosoma, as well as many other features in the development indicate the close relationship between the Sipunculids and the Annelids.

Sipunculids are to be regarded as forms that have recently sprung from the ancestral Trochozoön. The adult sipunculid retains the retractor muscles and nephridia of the trochophore. Indeed the loss of the prototroch, the development of the cœlom and the enormous elongation of the trunk are the only fundamental changes which the trochophore undergoes in passing into the adult condition.

V

COMPARAISON ENTRE *SCOPELODROMUS ISEMERINUS* CHEVREL ET *THALASSOMYIA FRAUENFELDI* SCHINER

par René Chevrel

Schiner a décrit, en 1856, dans *Verh. d. Zool. Bot. Vereins in Wien*, vol. vi, 1856, p. 215 et suivantes, un Chironomidé marin, trouvé à Trieste, par Frauenfeld, sur la partie des rochers qu'arrose la pluie écumeuse des vagues, c'est-à-dire par conséquent dans une station ayant quelque analogie avec celle où vit *Scopelodromus*. Il n'eut, en sa possession, que quatre exemplaires, tous

femelles. Les caractères spéciaux que présentait ce petit Diptère, et tout particulièrement la forme et les dimensions du 4e article des tarses, le conduisirent à créer pour lui un genre nouveau qu'il appela *Thalassomyia;* mais plus tard, devant l'impossibilité de se procurer le mâle, et par conséquent de pouvoir affirmer que les deux sexes offraient les mêmes caractères particuliers, il abandonna provisoirement le genre nouvellement créé, et dans « Fauna austriaca », vol. II, p. 596, il rangea sous le n° 1 de son genre *Chironomus* l'espèce dédiée à Frauenfeld.

En 1883, Tömösvary découvrit sur les rives du Danube inférieur un Diptère qui possédait le caractère le plus saillant du genre *Thalassomyia;* il n'hésita pas à le faire rentrer dans ce genre sous le nom de *Th. congregata*, reconnaissant par là même la validité du genre créé par Schiner.

J'ai publié moi-même cette année (*Archives de Zoologie expérimentale et gén.*, 1903, vol. I, p. 1-29, pl. I) la description d'une mouche marine offrant également le caractère commun aux deux espèces précédentes; mais Schiner ayant affaibli lui-même la valeur du caractère principal de son genre *Thalassomyia* en reconnaissant, d'après Winnertz, (Fauna austriaca, vol. II, note de la p. 595) que certaines espèces du genre *Diamesa* possédaient un 4e tarsien semblable à celui de *Th. Frauenfeldi* tandis que les autres en avaient un différent, j'ai cherché pour mon genre *Scopelodromus* un caractère plus constant et plus exclusif et je l'ai trouvé dans le nombre spécial des articles des antennes: le mâle et la femelle de *Sc. isemerinus* ont chacun *sept* articles aux antennes, ce qui n'existe chez aucun autre Chironomidé actuellement connu; Schiner, dans la première diagnose qu'il a donnée de *Th. Frauenfeldi*, n'en accusait que *six* aux antennes de la femelle, seule connue.

Il ne s'était pas élevé, dans mon esprit, le plus léger doute sur la parfaite légitimité du genre *Scopelodromus*, lorsque j'ai reçu de M. l'abbé Kiefer, d'abord, puis de M. Bezzi ensuite, l'avis qu'il devait faire double emploi avec le genre *Thalassomyia*. Je me suis empressé d'étudier comparativement les deux espèces et, pour ne négliger aucun élément d'appréciation, je me suis adressé à divers savants de l'Europe centrale dans le but d'obtenir quelques exemplaires de *Th. congregata* ou tout au moins la description complète de cette espèce que je n'avais pas réussi à me procurer jusque-là. J'ai reçu ces jours-ci (premiers jours d'octobre) de M. Thalhammer,

professeur au collège de Kalocsa (Hongrie), la diagnose que TÖMÖSVARY a faite de sa mouche danubienne ; mais contrairement à mon attente, il n'a décrit que la femelle et le mâle est toujours inconnu.

Je ne pourrai donc établir de comparaison qu'entre les femelles des trois espèces ci-dessus désignées.

Tout d'abord le caractère principal, celui qui détermina SCHINER à créer le genre *Thalassomyia*, est la forme spéciale que présente le quatrième article des tarses, qui est *court*, *élargi* et *échancré en forme de cœur ;* j'ai déjà dit que cet organe est semblable chez les trois espèces en question. Mais comme le démontre l'exemple des *Diamesa*, cité plus haut, une particularité unique, si importante qu'elle soit, ne suffit pas toujours pour caractériser un genre ; il faut donc examiner les autres organes qui fournissent habituellement les caractères considérés comme génériques.

Commençons par les palpes maxillaires. Si l'on excepte le genre *Clunio*, tous les autres genres de Chironomidés ont leurs palpes à quatre articles ; ceux-ci sont d'ailleurs construits d'après un type peu varié ; le premier est court, et les trois autres, cylindriques et plus ou moins allongés. On ne les mentionne habituellement que lorsqu'ils offrent, dans leur diamètre ou leur longueur, une particularité intéressante. SCHINER décrit ainsi ceux de *Th. Frauenfeldi* : « Les palpes, saillants, ont 4 articles ; le 1er très court ; le dernier, spatulé en avant et coupé carrément. » Cette brève description semble démontrer que ces organes n'offraient rien de plus à considérer, car un Diptérologiste de la valeur de SCHINER n'eût pas manqué de signaler les particularités qu'il eût aperçues. Or des particularités se trouvent précisément dans les palpes de *Sc. isemerinus*. Le 1er article n'est plus très court ; il est simplement court, mais il affecte une forme spéciale, celle d'un champignon ayant un pied et un chapeau bien distincts, de sorte qu'au premier abord les palpes *paraissent composés de 5 articles ;* ce n'est que par un examen attentif que l'on parvient à reconnaître le nombre exact des articles des palpes. D'un autre côté, le 2e article, par sa forme sphérique et son diamètre supérieur à celui des autres articles, attire forcément l'attention ; SCHINER aurait certainement remarqué ce caractère qui me semble unique dans le groupe des Chironomidés.

Quant aux palpes de *Thalassomyia congregata*, ils ne s'éloignent pas de la structure générale, et le peu de renseignements donné

sur ceux de *Th. Frauenfeldi* ne permet pas d'établir entre les deux espèces du genre une comparaison utile.

Les yeux sont parfois considérés comme ayant une valeur générique ; sans vouloir leur accorder une telle importance, je dois faire remarquer que ceux de *Sc. isemerinus* sont *ronds* ou légèrement *elliptiques* tandis que ceux de *Th. Frauenfeldi* et *congregata* sont *réniformes*.

Un autre organe important au point de vue systématique est l'antenne ; on peut dire que cet appendice fournit ordinairement le caractère le plus typique des genres. C'est donc lui qui nous arrêtera le plus longtemps, surtout en raison des interprétations diverses auxquelles peuvent donner lieu les deux diagnoses que Schiner a consacrées à *Th. Frauenfeldi.*

Dans sa première description, Schiner dit : « Les antennes sont écartées à la base et se trouvent sur deux saillies arrondies ; elles ont 6 articles, tous presque d'égale longueur, ovales ; l'avant-dernier, le plus petit, est presque sphérique ; le dernier, piriforme. »

Ce qui frappe surtout dans cette description, c'est le nombre 6 des articles ; comme *Sc. isemerimus* en possède 7 bien nets, j'en ai fait la remarque à M. l'abbé Kiefer qui m'a répondu, qu'à l'exemple de Meigen, les anciens Diptérologistes ne comptaient pas l'article basilaire des antennes ; que d'ailleurs Schiner, en plaçant dans « Fauna austriaca, vol. II p. 596, » *Th. Frauenfeldi* parmi les espèces du genre *Chironomus*, dont les femelles ont toutes 7 articles aux antennes, avait ainsi implicitement reconnu que l'espèce *Frauenfeldi* avait également des antennes à 7 articles. J'avoue que malgré la valeur de cet argument, auquel je n'avais pas songé en lisant la deuxième diagnose de cette petite espèce, il est difficile d'admettre que les « 2 saillies arrondies » dont parle Schiner, et sur lesquelles reposent les 6 articles des antennes, représentent l'énorme article basilaire que l'on voit chez *Sc. isemerinus;* l'idée qu'éveillent ces mots est bien plutôt celle d'une protubérance céphalique que celle d'un organe plus ou moins indépendant des parois crâniennes. Si cette dernière interprétation est la vraie, il faut en conclure ou que les exemplaires dont disposait Schiner étaient en bien mauvais état, ou que sa description n'a pas été faite avec tout le soin désirable. L'une et l'autre hypothèse permettent de douter de l'exactitude des renseignements donnés par Schiner dans sa première description sur les organes auxquels il n'a pas

apporté de rectification dans la seconde. Il est donc impossible de savoir si les 6 derniers articles de *Th. Frauenfeldi* sont, comme le dit SCHINER, à peu près égaux entre eux, l'avant dernier, sphérique et le plus petit, et le dernier, piriforme. Chez *Sc. isemerinus* le premier est gros et sphérique ; le second, cylindrique, courbé et 2 fois plus long que le suivant; l'avant dernier ne se distingue des trois précédents ni par la forme ni par une différence sensible dans les dimensions ; le dernier enfin, piriforme ou conique, est 2 fois 1/2 plus long que l'avant dernier. Si la description de SCHINER est exacte, les différences que présentent les antennes des 2 espèces considérées n'ont évidemment qu'une valeur spécifique, et ces 2 espèces n'en restent pas moins très voisines par la forme du 4e tarsien et par le nombre des articles des antennes. Il n'en est pas de même de *Th. congregata* dont les antennes ne comptent que 6 articles, le 1er très épais, les 4 suivants égaux entre eux, et le dernier 4 fois plus long que le pénultième, comprimé, ensiforme, à sommet pointu. Nous allons voir que cette dernière espèce s'éloigne encore des 2 précédentes par la nervation des ailes.

J'ai dit, en décrivant *Sc. isemerinus*, que l'un des caractères génériques de cette mouche résidait dans la position et la coloration de la 3e nervure longitudinale qui, très rapprochée de la 1re et de la marginale, forme avec celles-ci, une sorte de macule brune, longue et étroite. SCHINER, dans sa 1re description, avait aussi parlé de ce caractère, mais en lui attribuant une origine différente. « La 3e longitudinale, dit-il, se trouve si près du bord de l'aile et *si rapprochée de la branche supérieure de la nervure longitudinale suivante bifurquée*, que les 2 paraissent se confondre, et de ce fait la nervure transversale ordinaire semble ne pas exister ». Ainsi donc SCHINER croyait que la 4e nervure longitudinale était bifurquée et que sa branche supérieure allait presque se confondre avec la 3e, tandis qu'en réalité ce caractère était fourni par la 1re longitudinale et la 3e. Mais dans sa seconde description, c'est-à-dire dans la diagnose de *Chironomus Frauenfeldi* (Fauna austriaca, vol. II. p. 596) il a reconnu son erreur, et dit : « la 3e nervure longitudinale est placée si près de la 1re qu'elle semble presque lui être unie ». Voilà donc un 3e caractère générique commun à *Th. Frauenfeldi* et *Sc. isemerinus*, en admettant toujours que les antennes aient bien 7 articles. Dans cette hypothèse, il me semble impossible de ne pas reconnaître qu'il existe entre les 2 genres.

non seulement les plus grandes affinités, mais encore une identité parfaite. Le genre *Scopelodromus* devra donc disparaître devant le genre *Thalassomyia* surtout s'il est reconnu un jour que le mâle de *Th. Frauenfeldi* possède les mêmes caractères génériques que la femelle.

Le caractère tiré des 1re et 3e nervures longitudinales manque à *Th. congregata;* cette espèce ne présente donc qu'un seul des 3 caractères génériques reconnus aux 2 autres; dans ces conditions il me semble que son maintien dans le genre *Thalassomyia* doit être subordonné à la connaissance des caractères du mâle.

Pour terminer, il me reste à parler des 2 espèces *Th. Frauenfeldi* et *Th. isemerinus.* Si les deux genres paraissent identiques, en est-il de même des 2 espèces? Je ne le crois pas; il existe dans les descriptions de Schiner des lacunes et peut être aussi des erreurs qui ne me permettent pas de me prononcer. Je me contenterai de relever ici les principales différences que j'ai constatées.

1° *Th. Frauenfeldi* mesure environ 4mm 1/2, *Th. isemerinus* 2mm à 3mm 1/4 seulement.

2° Les yeux de *Th. Frauenfeldi* sont réniformes; ils sont ronds ou légèrement elliptiques chez *Th. isemerinus.*

3° Le thorax de la 1re espèce porte des raies *noires* au nombre de 2 en avant et de 4 en arrière; celui de la seconde présente 3 rangées longitudinales de poils en avant; la rangée médiane se bifurque en arrière de sorte qu'on en compte 4 en avant du scutellum.

4° Enfin, le 5e article des tarses est égal au 3e chez *Th. Frauenfeldi*, il est à peine plus grand que la moitié du 3e chez *Th. isemerinus.*

Larve de *Thalassomyia Frauenfeldi* Schiner. Théobald dans (*An Account on British Flies*, vol. 1) dit qu'il a trouvé des larves de Chironomidés dans des flaques d'eau sur la côte de Guernesey (p. 171). Un peu plus loin (p. 202) il reproduit les plus importantes parties des Notes que lui a envoyées M. Swainson sur des larves de *Chironomus*, recueillies par ce dernier à St Anne's-on-Sea. Il résulte de ces Notes que l'animal marin trouvé par Johnston et considéré par lui comme une Annélide (*Compontia cruciformis*) n'est autre chose qu'une larve de Chironomidé; de plus *Compontia cruciformis*, et les larves trouvées à Guernesey et à St Anne's-on-Sea « qui lui ressemblent évidemment d'après la figure donnée », dit Théobald, seraient les larves de *Thalassomyia Frauenfeldi* Schiner.

Or d'après l'examen de la figure de *Compontia cruciformis*, reproduite par Théobald, je puis affirmer que ce n'est pas la larve de *Th. isemerinus* (Chevrel). Cette dernière manque complètement des 2 longs tubes postérieurs que montre la larve de Johnston ainsi que des 4 paires d'appendices latéraux que celle-ci porte en avant des 2 fausses pattes postérieures. Mais je pense que la mouche existe sur les côtes d'Angleterre et surtout sur celles de Guernesey, car je l'ai trouvée sur plusieurs points de la côte bretonne; il sera facile de la rencontrer, ainsi d'ailleurs que sur les bords de l'Adriatique, en la cherchant à l'époque des équinoxes.

VI

BIBLIOTHÈQUE DU LABORATOIRE ARAGO [1]

MÉMOIRES ET VOLUMES ISOLÉS

G (*Suite*)

Giebel (C.-G.). — Die Säugethiere, Leipzig, 1855.

Gieson (van). — The individuality of the cell, Utica, (N. Y.), 1897.

Giglio-Tos (E.). — La struttura e l'evoluzione dei corpuscoli rossi del sangue nei Vertebrati, Iena, 1897.

Gilson (G.). — Genitalia of *Neritina fluviatilis*, London, 1896.

Gilson (G.). — Exploration de la mer sur les côtes de la Belgique en 1899, Bruxelles, 1900.

Girard (M.). — Nouvelles notices entomologiques, Paris, 1866.

Girard (M.). — Animaux nuisibles, dégâts qu'ils produisent, moyens de les détruire, Paris, 1878.

Girard (M.). — Catalogue raisonné des Animaux utiles (1re partie), Paris, 1878.

Girod (P.). — Les Fourmis, leurs sociétés et leurs villes, Clermont-Ferrand, 1884.

Girod (P.). — Les Eponges des eaux douces d'Auvergne, Clermont-Ferrand.

Goes (A.). — On the reticularian *Rhizopoda* of the Caribbean Sea, *Stockholm*, 1882.

Grand (S.). — Méthode de culture de l'Huître perlière dans les lagons de Tahiti, Paris, 1895.

Goette (A.). — Claus und die Entwicklung der Scyphomedusen, Leipzig, 1891.

[1] Voir *Notes et Revue* 1901, nos 2, 4, 5, 1902, nos 2, 3, 6, 7, et 1903, nos 1, 2, 5, 8, 9.

Gœthe (W.). — Œuvres d'histoire naturelle, trad. franç., Paris.
Göldi (E.-A.). — Kopfskelett und Schultergürtel von *Loricaria cataphracta*, *Balistes capriscus* und *Accipenser rutheuus*, Iena, 1884.
Göldi (E.-A.). — Zur Orientierung in der Spinnenfauna Brasiliens, 1892.
Gosse (P.-H.). — The aquarium an unveiling of the wonders of the deep sea, London, 1854.
Gosse (P.-H.). — A history of the british Sea-Anemones and Corals, London, 1860.
Goto (S.). — Some points in the metamorphosis of *Asterina gibbosa*, Tokyo, 1898.
Goto (S.). — Notes on some exotic species of ectoparasitic Trematodes, Tokyo, 1899.
Graells (M.-P.). — Noticias sobre las larvas de las *Agapanthias*.
Graaf (H. W. de). — Bijdrage tot de Kennis van den Bouw en de Ontwickkeling der Epiphyse bij Amphibiën en Reptiliën, Leiden, 1886.
Graff (L. von). — Monographie der Turbellarien. I. — *Rhabdocœlida*, 1 vol. et atlas, Leipzig, 1882.
Graff (L. von). — *Enantia spinifera* der Repräsentant einer neuen Polycladen-Familie, Graz, 1889.
Graff (L. von). — Die organisation der *Turbellaria acœla*, Leipzig, 1891.
Graff (L. von). — Die von Dr E. Modigliani in Sumatra gesammelten Landplanarien, Genova, 1894.
Graff (L. von). — Landplanarien. — Viaggio del dott. Alfredo Borelli nella Repubblica Argentina e nel Paraguay, Torino, 1894.
Graff (L. von). — Die Zoologie seit Darwin, Graz, 1896.
Graff (L. von). — Ueber das System und die geographische Verbreitung der Landplanarien, Leipzig, 1896.
Graff (L. von). — Ueber die Morphologie des Geschlechtsapparates der Landplanarien, Leipzig, 1896.
Graff (L. von). — Monographie der Turbellarien. II. — *Tricladida terricola*, 1 vol. et atlas, Leipzig, 1899.
Grandidier (A.). — Notes sur les Mammifères et les Oiseaux observés à Madagascar de 1865 à 1867, Paris, 1867.

Paru le 10 Décembre 1903.

Les directeurs :
G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Le gérant : Charles Schleicher.

Eug. Morieu, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail. Paris (6e) — Téléphone : 704-75

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Chargé de Cours à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e SÉRIE, T. II. NOTES ET REVUE 1904. N° 3

VII

LE REVÈTEMENT ÉPITHÉLIAL DU FOURREAU CHEZ LES COLUBRIDÉS

par Albert Branca

La gaine où joue le corps charnu de la langue [1], est tapissée, chez les Colubridés (*Tropidonotus natrix*) d'un revêtement de type stratifié. Mais avant de passer en revue les particularités de structure que présente cet épithélium, précisons d'un mot sa topographie.

En arrière, cet épithélium se réfléchit sur la base de la langue : il revêt sa surface sur une étendue de 600 μ. Au-delà, il perd ses caractères, et se continue avec l'épithélium lingual proprement dit.

En avant, il y a lieu de distinguer, dans le revêtement épithélial, deux segments, l'un supérieur, l'autre inférieur.

Le segment supérieur empiète sur la face dorsale du plancher

[1] Je renvoie, pour les descriptions anatomiques relatives au plancher de la bouche, des Reptiles, au travail de Ludwig Ferdinand, Kgl. Prinz v. Bayern, Zur anat. d. Zunge (1884).

de la bouche : il fait suite aux épithéliums glandulaires qui sont propres à cette région.

Le segment inférieur se poursuit, au niveau d'une crête, assez peu marquée d'ordinaire, avec les épithéliums de transition qui le raccordent au tégument externe.

Des deux faces que présente le revêtement épithélial du fourreau, l'une est plane, l'autre irrégulièrement dentelée.

La première, (face libre) est criblée d'orifices de taille variable. Les plus grands de ces orifices conduisent dans des fossettes bor-

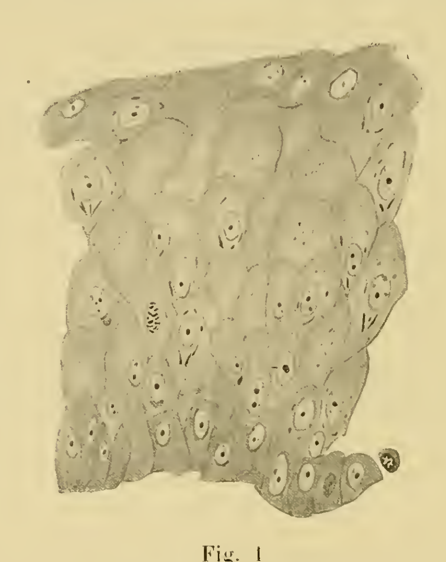


Fig. 1. — Le revêtement épithélial du fourreau.

gnes qui s'engagent plus ou moins profondément dans les bourgeons interpapillaires. Les plus étroits servent de débouché aux glandes du plancher de la bouche.

Quant à la face profonde de l'épithélium, elle présente des dépressions où s'engage, tantôt une papille conjonctive, tantôt le segment terminal d'une glandule salivaire.

L'épithélium qui limite la cavité du fourreau, est un bel épithélium, de type pavimenteux stratifié. Son épaisseur ne dépasse guère 370 ou 380 μ ; il est alors constitué par 7 ou 8 assises cellulaires, qu'on peut répartir en trois couches.

A). — Assise basilaire. — L'assise basilaire, implantée sur le

chorion, est essentiellement constituée par des éléments, serrés les uns contre les autres.

Tantôt, nettement délimitées, tantôt fusionnées les unes avec les autres, les cellules basilaires sont caractérisées par leur cytoplasme homogène, assez vivement coloré, et par leur noyau. Ce noyau sphérique, quand la cellule est basse devient ovoïde, quand la cellule tend à s'allonger. On y trouve un ou deux nucléoles, de siège variable, et de fins granules de chromatine, épars sur un réseau de linine, à mailles très serrées.

B). — Couches malpighiennes. — Nettement séparés les uns des autres par une ligne épaisse qui se colore vivement par les teintures acides, les éléments de la couche moyenne sont clairs et volumineux. Ils sont également polymorphes. Parfois globuleux, parfois irrégulièrement polyédriques, plus souvent allongés perpendiculairement à la surface du chorion, ils se montrent effilés à leur deux extrémités. Fréquemment, leur pôle superficiel est arrondi ou légèrement renflé : la cellule prend la forme d'un coin ; un noyau arrondi, occupe sa partie moyenne. Autour de ce noyau, s'individualise une zone de protoplasma qui diffère nettement de l'exoplasme, par sa structure et par ses réactions.

L'exoplasme occupe la périphérie de la cellule ; il fixe énergiquement les colorants protoplasmiques et cette électivité est surtout marquée, d'ordinaire, pour le pôle apical de l'élément.

Quant à l'endoplasme, sa répartition n'est pas toujours identique. D'ordinaire, il se dispose en couronne, autour du noyau ; il se localise aux deux extrémités du noyau, quand ce noyau présente une forme allongée [1]. Il est, enfin, remarquablement transparent.

On observe constamment, à la périphérie de l'endoplasme, de curieuses formations qui manquent totalement au niveau de l'assise basilaire.

Il s'agit de corpuscules [2] qui fixent avec élection les réactifs nucléaires. Avec la laque ferrique d'hématoxyline, ils prennent des teintes qui varient du gris au noir d'ivoire ; sur les coupes colorées par l'hématéine-éosine, ils se colorent en rouge violacé, parfois en violet pur. Cette coloration porte également sur toute

[1] Le développement de l'endoplasme paraît être en rapport inverse de l'étendue qu'occupe le protoplasma cortical.

[2] Chez de jeunes embryons, que je dois à l'obligeance de M. Rollinat, la cavité du fourreau n'est pas différenciée ; les corpuscules dont je fais mention font totalement défaut

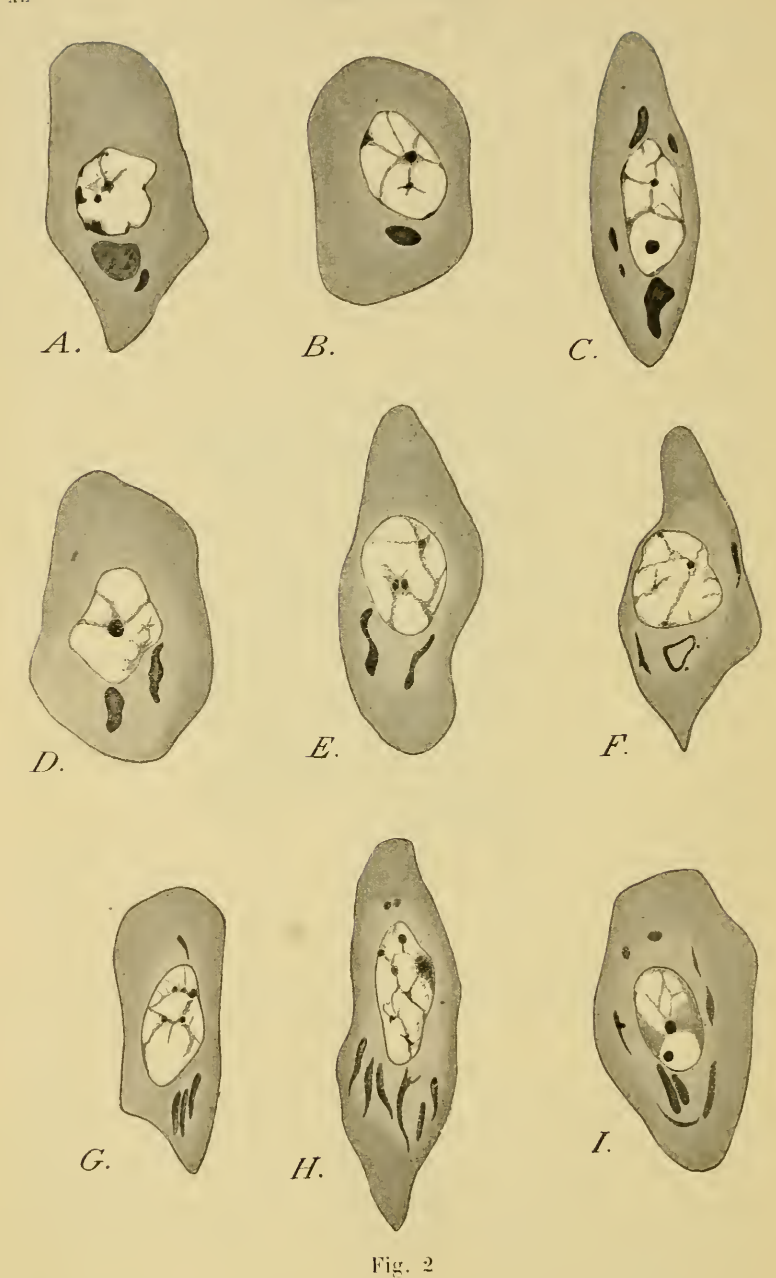


Fig. 2

Fig. 2. Quelques aspects des formations sidérophiles dans une préparation colorée à l'hémaloxyline au fer.

leur étendue ; d'autres fois, leur contour se teint énergiquement ; leur portion centrale est beaucoup plus claire.

Ces corpuscules représentent des sphères ou des ovoïdes irréguliers, ou des cônes plus ou moins allongés ; ce sont parfois des batonnets droits, incurvés en faux ou contournés.

Leur taille n'est pas moins variable que leur forme : elle oscille dans de larges limites.

Rien n'est moins fixe, d'ailleurs, que le nombre de ces corpuscules. Certaines cellules n'en contiennent qu'un ; d'autres en comptent jusqu'à 8 ou 10.

Quand les corpuscules sidérophiles sont en petit nombre, ils se groupent au-dessous du noyau ; c'est là, du moins, leur siège le plus constant ; quand ils sont nombreux, ils se rassemblent encore dans le pôle inférieur de la cellule, mais il n'est pas rare de les voir se disséminer au pourtour du noyau, tantôt dans l'endoplasme, et tantôt à la limite de l'endoplasme et de l'exoplasme.

Examine-t-on les rapports qu'affectent entre eux ces divers corpuscules ? On les voit parfois se grouper parallèlement les uns à côté des autres ; d'autres fois, ils simulent une couronne discontinue, qui encadre à distance le noyau ; d'autres fois encore, il existe des corpuscules agminés au pôle inférieur du noyau et des corpuscules disséminés autour du même noyau.

Il y a lieu de se demander si ces aspects divers des corpuscules sidérophiles sont des aspects qui s'observent successivement quand la cellule évolue et s'élève progressivement jusqu'à la surface du revêtement épithélial. Si l'on remarque que les gros corpuscules sont uniques et localisés au pôle inférieur du noyau ; si l'on remarque que les petits corpuscules sont généralement multiples, disséminés dans l'endoplasme, on sera tenté de supposer que les petits corpuscules résultent de la fragmentation des corpuscules volumineux, mais il m'est impossible de donner une solution ferme à ce point d'histogenèse.

Il importerait, enfin, de rechercher comment il convient d'interpréter ces corpuscules sidérophiles. S'agit-il là d'une différenciation cytoplasmique, morphologiquement comparable à l'ergastoplasme de l'Ecole de Nancy ? J'incline à le croire, pour des raisons qu'il serait hors de propos de discuter ici. Mais faute d'argument décisif, je dois faire des réserves sur la signification qu'il convient d'attribuer aux corpuscules dont je viens d'indiquer les caractères majeurs.

C). — Assise superficielle. — L'assise superficielle du revêtement épithélial limite la cavité du fourreau. Les éléments qui la composent se présentent sous deux aspects que relient des formes de passage.

Tantôt, ils sont gros, clairs et globuleux; leur noyau est identique aux noyaux de la couche moyenne du revêtement; on distingue un exoplasme et un endoplasme semé de corpuscules sidérophiles.

Tantôt la cellule s'étale parallèlement à la surface du chorion; son noyau s'aplatit dans le même sens; il se colore avec énergie, mais sans la moindre élection; c'est un pareil aspect que revêt le



Fig. 3

Fig. 3. — La formation cloisonnante de l'épithélium de revêtement.

noyau des cellules desquamées dans la cavité du fourreau. Le corps cellulaire apparaît comme un bloc homogène, violemment coloré par les teintures acides, et cela dans toute son étendue. Il est relié à l'assise cellulaire sous-jacente par des filaments [1] d'union qui sont d'autant plus longs que les cellules qu'ils relient sont plus écartées l'une de l'autre.

J'ajouterai que sur leur face libre, les éléments de la couche superficielle sont généralement revêtus de cils fins, courts et serrés.

De l'assise basilaire à l'assise superficielle, on rencontre, çà et là, outre des vacuoles, des éléments très étroits et très longs. Dirigés

[1] Ces filaments existent dans les assises moyennes du revêtement, mais d'ordinaire ils y sont masqués. Les cellules sont pressées là, l'une contre l'autre. Ponts d'union et espaces intercellulaires sont comme noyés dans une ligne, nette comme un dessin au trait, dans une ligne dont l'éosine accuse énergiquement le trajet.

perpendiculairement à la surface de la muqueuse, ils contractent des rapports avec la plupart des cellules qui constituent le revêtement. On les reconnaît encore à leur noyau allongé, à leur corps cellulaire qui fixe énergiquement les colorants diffus et ne contient jamais de corpuscules.

Les éléments qui présentent les signes de cette évolution hâtive, se groupent, par endroits, au voisinage les uns des autres ; ils peuvent se disposer en réseau. Ils constituent dans leur ensemble une formation cloisonnante, analogue à celle qu'on rencontre, par exemple, dans la glande sébacée.

Quand les éléments ainsi modifiés se sont élevés jusqu'à la sur-



Fig. 4

Fig. 4. — Quelques dispositions de la chromatine dans le noyau de certaines cellules du revêtement.

face du revêtement, ils sont repoussés par les éléments situés au-dessous d'eux ; ils font une saillie, chaque jour croissante, dans la cavité du fourreau ; ils finissent par se séparer complètement des cellules qui les avoisinent de toutes parts ; ils se desquament [1] et laissent à la place qu'ils occupaient, des cavités irrégulières qui disparaissent ultérieurement, du fait de la croissance des éléments avoisinants.

Pour assurer l'intégrité du revêtement, sans cesse en voie de desquamation, l'épithélium se divise par amitose et surtout par mitose [2] : ces mitoses s'observent dans l'une quelconque des

[1] Pareille évolution s'observe également sur certaines des cellules de l'épididyme humain.

[2] On ne confondra pas les noyaux en mitose avec les noyaux qu'on observe dans nombre des cellules interposées entre le tégument externe et l'épithélium du fourreau. Ces noyaux présentent tous un aspect identique. La chromatine s'y rassemble en une plaque irrégulière, qui, à un examen superficiel pourrait en imposer pour une plaque équatoriale. La conservation de la membrane nucléaire, et l'absence de toute formation fusoriale suffisent à écarter cette hypothèse. Il s'agit seulement d'une disposition particulière de la chromatine, disposition dont le déterminisme nous échappe. Voir fig. 4.

assises épithéliales. J'ai même trouvé des figures karyokinétiques dans la couche superficielle du revêtement. Pareil fait, d'ailleurs, n'est pas un fait isolé : on le retrouve également dans l'épiderme de l'Axolotl et de la Grenouille.

Telle est la disposition générale de l'épithélium qui tapisse la cavité du fourreau.

Il nous reste à examiner quelles modifications apportent à sa structure les fossettes et les trajets glandulaires dont il est creusé.



Fig. 5

Fig. 5. — Débouché d'une glande dans un trajet, creusé en droite ligne, dans l'épaisseur de l'épithélium de revêtement.

Là où il existe des fossettes intra-épithéliales, les éléments qui limitent la fossette s'aplatissent parallèlement à son grand axe et présentent les caractères [1] des cellules superficielles, arrivées au terme de leur évolution.

Quant aux glandes, elles engagent dans une papille étroite leur segment terminal. Ce segment, de nature glandulaire, comme le reste de la glande se rétrécit progressivement, et progressivement ses éléments diminuent de hauteur. Tout d'abord, il est séparé

[1] Toutefois la surface libre de la cellule ainsi modifiée reste constamment nue.

du revêtement épithélial par une gaîne étroite de tissu conjonctif; puis cette gaîne disparaît : le segment terminal est réduit à ses éléments secrétoires. Par leur pôle basal, ces éléments s'adossent aux cellules épithéliales; par leur sommet, ils circonscrivent une étroite lumière. Le segment terminal disparaît en s'abouchant dans l'épithélium de revêtement. La glande verse son produit de sécrétion dans un simple trajet, creusé en droite ligne, dans l'épaisseur de cet épithélium. Les cellules qui tapissent ce trajet s'y comportent généralement comme au niveau des fossettes. En somme, la glande ne présente point de canal excréteur : elle est réduite à son segment secréteur.

VIII

L'HÉRÉDITÉ DE LA PIGMENTATION CHEZ LES SOURIS

(3[me] Note)

par L. Cuénot

Professeur à la Faculté des Sciences de Nancy.

1. Les formules héréditaires

Depuis plusieurs années, je poursuis des recherches sur l'Hérédité en croisant entre elles diverses variétés de Souris (*Mus musculus L.*), en particulier le type gris (forme sauvage) et les mutations noire, jaune et albinos. Pendant longtemps, les résultats ont paru inconstants, contradictoires; mais lorsque j'ai pu établir les *formules héréditaires* de chaque forme, et opérer sur des races absolument pures, il est apparu avec évidence que les lois qui régissent l'hérédité des couleurs sont extrêmement simples et tout à fait conformes aux règles de Mendel. Voici ce que j'entends par formules héréditaires [1] :

Quelle que soit l'hypothèse que l'on adopte sur la constitution du plasma germinatif, on est bien forcé d'admettre qu'il y a quel-

[1] Ces formules sont une modification de celles que j'avais proposées dans une note antérieure (1903).

que différence d'ordre chimique entre un zygote qui évoluera en Souris grise et un autre zygote qui évoluera en Souris noire ou jaune ; on peut désigner cette différence matérielle par les lettres G (gris), N (noir), J (jaune). D'autre part, les albinos qui, cependant, donnent toujours et exclusivement des albinos lorsqu'on les croise entre eux, peuvent, dans certaines conditions, transmettre à leur progéniture les colorations grise, noire ou jaune qu'ils tiennent de leurs ancètres colorés, mais qui ne s'expriment pas visiblement chez les albinos ; il y a donc entre l'albinos et la Souris pigmentée une différence matérielle portant sur la faculté ou l'impossibilité de produire du pigment, abstraction faite de sa teinte ; je désigne cette seconde différence par les lettres C (chromogène) et A (albinisme).

La Souris grise sauvage aura donc la formule CG ; la Souris albinos issue de parents gris, et capable, dans certains croisements, de manifester qu'elle possède en puissance la pigmentation grise, aura la formule AG.

La Souris noire a la formule CN ; l'albinos issu de parents noirs, AN.

La Souris jaune a la formule CJ ; l'albinos issu de parents jaunes, AJ.

Ceci posé, pour comprendre et prévoir les résultats expérimentaux, il faut connaître la dominance relative des divers déterminants lorsqu'ils se trouvent rassemblés dans un même zygote, par suite du croisement de deux gamètes différents.

1° Lorsque, dans un zygote renfermant déjà le déterminant C, il y a rencontre des déterminants G et N, c'est G seulement qui s'exprime chez l'animal développé : en d'autres termes, il sera gris.

2° Lorsqu'il y a addition de G et de J, c'est J qui s'exprime ; l'animal est jaune.

3° Lorsqu'il y a addition de N et de J, c'est encore J qui s'exprime ; l'animal est jaune.

4° Lorsqu'il y a addition de C et de A, le produit est pigmenté et présente des yeux noirs ; quant à la teinte du pelage, elle dépend du déterminant dominant qui accompagne C ou A.

Exemple : Ainsi le croisement CN (Souris noire) par AJ (albinos) donne le dihybride CNAJ, Souris pigmentée et à yeux noirs puisqu'il y a dominance de C sur A, et jaune, parce que J domine N.

Il résulte de ce qui précède que les quatre formes de Souris avec

lesquelles j'ai opéré, peuvent présenter 18 formules héréditaires différentes, dont voici la liste :

PELAGE	HOMOZYGOTES ou races pures	HÉTÉROZYGOTES	
		Monohybrides	Dihybrides
Gris	CG (sauvage)	CG CN CG AG	CG AN
Noir	CN	CN AN	
Jaune	CJ	CJ CG CJ CN CJ AJ	CJ AG CJ AN
Albinos	AG AN AJ	AG AN AG AJ AN AJ	

Sur ces 18 formes, il en est 6 qui sont des races pures ou homozygotes, suivant l'expression de Bateson, c'est-à-dire qu'une telle race, croisée avec elle-même, donne des produits tous identiques entre eux et avec leurs parents. 12 sont des hétérozygotes ou hybrides, résultant du croisement des races pures ; sur ces 12, 9 sont des monohybrides qui ne présentent qu'une paire de déterminants antagonistes, et 3 sont des dihybrides avec deux paires de déterminants antagonistes.

Les auteurs qui, dans leurs croisements, ont employé des albinos, sans se douter qu'ils pouvaient être de constitution différente, ont naturellement obtenu des résultats peu concordants ; aussi quelques uns d'entre eux, Castle et Allen (1903), Darbishire (1903), ont-il pensé qu'il pourrait bien y avoir quelque différence entre les albinos, malgré leur aspect identique. J'ai montré que ces différences portaient sur les pigments qu'ils renferment en puissance, comme cela apparaît nettement dans le tableau ci-dessus.

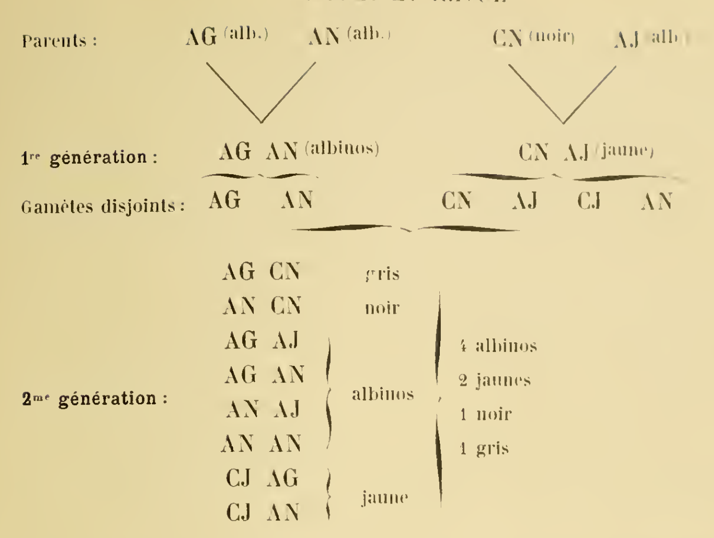
L'emploi de ces formules héréditaires, lorsqu'on est au courant des phénomènes de la disjonction mendélienne, rend très bien compte de ce que produisent les croisements les plus variés entre Souris grises, noires, jaunes ou albinos, quelles que soient les complications de leurs généalogies. J'ai même pu prévoir, avec leur aide, les couleurs que devaient donner certains croisements non encore essayés, et l'expérience a vérifié constamment la prévision ; non seulement on prévoit la couleur des produits et le nombre relatif des individus de chaque sorte, mais encore la constitution intime des hétérozygotes et homozygotes de 1re et de 2me générations, sans que jamais il y ait désaccord entre l'expérience et la prévision théorique.

Inversement, je puis interpréter les expériences des auteurs qui m'ont précédé, Colladon, Lataste, Cramp , R. Saint-Loup, Haacke, von Guaita, Castle et Allen, Darbishire, Parsons, etc., et d'après les résultats qu'ils ont obtenus, reconstituer la formule héréditaire des Souris qu'ils ont employées dans tel et tel croisement.

Jusqu'ici, je n'ai fait ni adopté aucune hypothèse relative à la constitution du plasma germinatif ; si j'ai employé le mot de déterminants, c'est parce qu'il est commode, mais je n'ai pas voulu dire que A, C, G, N, J constituent des particules représentatives de la coloration, au sens de Weismann ; ces lettres désignent simplement des différences matérielles, que plus tard on pourra peut-être mieux préciser ; il me suffit pour l'instant que ces formules héréditaires soient d'un usage sûr et commode. De même qu'on peut effectuer des opérations arithmétiques compliquées en représentant des objets par des lettres, de même l'expérience prouve qu'on peut calculer tous les effets des croisements en se servant des formules héréditaires ; il faut croire que celles-ci sont une représentation suffisamment exacte du plasma germinatif.

En voici un exemple topique : en établissant sur le papier un certain nombre de croisements compliqués, je me suis aperçu qu'il y en avait trois seulement [1], qui présentaient la particularité de fournir comme produits de 2me génération les *quatre* mutations connues, tandis que tous les autres croisements ne peuvent fournir, au maximum, que *trois* mutations différentes. Voici le calcul de prévision pour l'un des trois cas :

[1] CGAN gris × ANAJ albinos — AGAN albinos × CNAJ jaune — CGAN gris × CNAJ jaune.



Ce n'est qu'après avoir établi le tableau ci-dessus que j'ai procédé à l'expérience ; j'ai fabriqué une dizaine de monohybrides albinos de formule AGAN et un nombre égal de dihybrides jaunes de formule CNAJ, par les croisements convenables de formes pures. J'ai croisé ensuite ces hybrides entre eux ; j'ai obtenu 151 petits qui se répartissent ainsi :

81 albinos, 34 jaunes, 20 noirs, 16 gris

Or, il y avait probabilité de ($4n + 2n + n + n$), soit :

76 albinos, 38 jaunes, 19 noirs, 19 gris

On voit que l'écart entre les chiffres réels et les probables est tout à fait insignifiant. Je crois, qu'après cet exemple, il est difficile de douter de l'exactitude de mes formules héréditaires.

II. Hérédité de la Panachure

Au cours de mes élevages, il est apparu, dans les trois variétés colorées que j'ai étudiées, des individus panachés, présentant des taches ou zones blanches, tranchant sur le pelage pigmenté. Je puis dire tout de suite que la panachure est une mutation spéciale, superposée aux mutations de couleur et complètement indépendante de celles-ci au point de vue héréditaire. En effet, dans les croisements, la panachure apparaît comme un caractère antagoniste et dominé par rapport au pelage de teinte uniforme, quelle que soit sa teinte : ainsi une Souris grise panachée, croisée par

une noire de robe uniforme, donne des grises de robe uniforme, preuve que le couple de caractères « panachure - robe uniforme » est indépendant du couple « gris-noir ». De même, la panachure n'est pas due à un changement du déterminant C, prenant une nouvelle constitution C', puisque, comme je le montrerai plus loin, les albinos peuvent contenir en puissance et transmettre la panachure. Nous pouvons donc ajouter un nouveau terme aux formules héréditaires, représentant le caractère robe uniforme (U) ou son antagoniste le caractère panachure (P).

La panachure est un caractère particulièrement intéressant au point de vue de la Variation ; en effet, il est certain qu'il est lui-même en variation continue, si bien que, par une sélection convenable, on peut lui faire suivre une progression assez régulière : la dépigmentation débute toujours par la queue, les doigts et la face ventrale, plus rarement par une petite tache blanche sur le sommet de la tête ; la petite zone de poils blancs est très réduite, et parfois même disparaît après s'être montrée dans le jeune âge. C'est sous cette forme que l'on rencontre, assez fréquemment, la panachure chez les Souris grises sauvages, comme je l'ai constaté après HAACKE (**1895**).

La panachure caudale et la tache ventrale grandissent ensuite ; cette dernière envahit les membres et croît sur les flancs à droite et à gauche, jusqu'à gagner la face dorsale et dessiner une ceinture complète. Le blanc envahit le museau, puis la tête, et peut se réunir par en-dessous à la tache ventrale. Finalement, il reste deux régions pigmentées, toutes deux dorsales, une antérieure et une postérieure. Toujours les yeux restent d'un beau noir. Je ne sais si le développement de la panachure pourrait aller jusqu'à la disparition totale de la couleur ; mes expériences sur ce point ne sont pas encore assez avancées. Je désignerai les différents degrés de la panachure par les lettres p^1, p^2, p^3, p^4.... P.

Il y a trois problèmes différents à résoudre, touchant l'hérédité de la panachure :

1° Croisement entre panachées et Souris de pelage uniforme ;

2° Croisement entre une forme très panachée, et une forme l'étant aussi peu que possible ;

3° Croisement entre deux formes très panachées.

I. CROISEMENT ENTRE PANACHÉS ET PELAGES UNIFORMES. — Le couple U - P suit rigoureusement les règles mendéliennes de la dominance

et de la disjonction dans les gamètes, la panachure étant un caractère dominé par rapport au pelage uniforme. Si l'on croise une Souris bien panachée par une autre de pelage uniforme, on obtient des hybrides, dont la robe a la couleur dominante, sans trace de panachure ; ce résultat prend une allure paradoxale lorsqu'on croise une Souris bien panachée par un albinos descendant d'animaux à robe uniforme ; on serait tenté de croire que le blanc va augmenter dans la progéniture ; c'est le contraire qui arrive, puisque les hybrides (35 petits obtenus) sont tous uniformément pigmentés.

Dans les gamètes des hybrides UP, il y a disjonction des deux déterminants : le croisement entre deux UP donne le résultat bien connu : U + 2 UP + P, soit 1 panaché pour 3 non panachés.

II. Croisement entre Souris de panachure inégale. — Si l'on croise une forme très panachée par une autre qui l'est très peu, qui ne possède, par exemple, qu'une petite zone blanche à la queue, il est très apparent que le minimum de panachure (p^1) est un caractère dominant par rapport au maximum (P) : les petits ont tous une queue partiellement blanche, mais peu ou point de taches sur le corps. Mais, s'il y a dominance du moins panaché, les petits, cependant, ne sont pas tout à fait identiques au parent dominant ; dans l'ensemble des portées, on en trouve qui ont une panachure à peu près égale à celle de ce dernier, ou une moindre, ou une plus grande ; on peut même concevoir, si p^1 est très petit, que l'un des hybrides ait une panachure presque nulle et paraisse revenir ainsi à la forme U.

Les hybrides p^1 P présentent comme d'ordinaire le phénomène de la disjonction ; en les croisant entre eux, on obtient des petits très panachés, oscillant autour de la valeur P, et d'autres peu panachés, oscillant autour de la valeur p^1.

III. Croisement entre deux formes très panachées. — Le troisième problème est un cas particulier du second : quand on croise deux Souris bien panachées, on obtient constamment, sans exception, des produits panachés (305 petits obtenus), mais avec une panachure d'étendue variable ; tantôt celle-ci est à peu près équivalente à celle des parents, tantôt elle est moindre ou plus grande, ce dernier cas étant plus rare que les deux autres. Ces croisements peuvent aussi fournir des albinos, si les deux parents sont des hybrides renfermant le déterminant A ; ces albinos possèdent en

puissance le caractère panachure, et pourront le transmettre à leur descendance.

Progression de la panachure par sélection. — J'ai esquissé plus haut la marche progressive de la panachure, telle qu'on peut la provoquer par une sélection convenable. Les premières Souris panachées qui ont apparu au début de mes élevages avaient l'une la queue à demi blanche, l'autre la queue partiellement blanche et une petite tache ventrale ; je les ai croisées entre elles ; parmi leurs petits, j'ai supprimé les moins panachés, et gardé ceux qui avaient le plus de zones blanches ; ces derniers ont été croisés entre eux, etc. Par suite de l'élimination régulière des moins panachés, les parties blanches ont augmenté lentement, mais assez régulièrement, à chaque génération ; si bien qu'en un peu plus de deux ans et demi, j'ai obtenu des Souris très fortement panachées, toutes différentes des parents originels.

Pour s'expliquer cette évolution en direction constante, il faut de toute nécessité admettre que les gamètes des panachés ne sont pas identiques entre eux (je parle, bien entendu, au point de vue de la panachure qu'ils renferment en puissance). Supposons un individu panaché, homozygote, dont la panachure ait une valeur p^4; ses gamètes, au lieu d'avoir en puissance le caractère p^4, doivent contenir ce caractère à différents états, soit p^2, p^3, p^4, p^5, p^6; leur valeur oscille autour de celle qui est exprimée dans le soma. En sélectant à chaque génération les individus les plus panachés, on déplace le centre des oscillations dans un même sens ; et malgré la loi de dominance du moins panaché, cette orthosélection amène une lente progression du caractère. Logiquement, le maximum de panachure doit être la disparition complète du pigment.

Si l'individu panaché est un hétérozygote, résultant de l'union de deux gamètes de valeur différente, p^4 et p^8 par exemple, il est évident que ses propres gamètes oscilleront autour des deux valeurs parentales p^2, p^3, p^4, p^5, p^6, p^7, p^8, p^9, p^{10} ; et si l'on croise cet hétérozygote avec un autre du même genre, la progéniture pourra renfermer les panachés les plus variés, mais naturellement ceux d'une valeur supérieure seront beaucoup plus rares que les autres. C'est bien ce qui apparaît dans les croisements de panachés.

Les détails de la panachure ne sont pas représentés dans le plasma germinatif. — Les détails de la panachure ne sont pas représentés dans le plasma germinatif, car il n'y a jamais une ressemblance

exacte entre la panachure des petits et celle des parents ; par exemple, si l'on croise des Souris qui ont le museau tout blanc, on pourra obtenir des petits qui auront le museau tout blanc, d'autres chez lesquels une moitié seulement sera blanche, tantôt à droite, tantôt à gauche, et enfin d'autres qui auront le museau entièrement coloré : il est tout à fait impossible d'assurer la transmission d'un détail particulier. Ce qui se transmet, c'est une valeur plus ou moins grande de la panachure, mais sa répartition est évidemment sous l'influence de facteurs locaux, peut être distribution de vaisseaux ou de nerfs, qui peuvent varier d'un individu à l'autre.

Les formules héréditaires des albinos. — J'ai attiré plus haut l'attention sur les formules variées que peuvent présenter les albinos qui, cependant, paraissent rigoureusement identiques ; leur nombre devient encore bien plus grand lorsqu'on ajoute le couple « panachure-robe uniforme » aux couples « gris-noir, gris-jaune, noir-jaune ». Voici la liste des albinos possibles :

HOMOZYGOTES ou races pures	HÉTÉROZYGOTES	
	Monohybrides	Dihybrides
AGU	AGU ANU	AGU ANP
ANU	AGU AJU	AGU AJP
AJU	ANU AJU	ANU AJP
AGP	AGP ANP	
ANP	AGP AJP	
AJP	ANP AJP	

Toutes ces formes peuvent exister, et bien d'autres encore, si l'on considère des valeurs différentes de P ; naturellement, dans les croisements, ces divers albinos donneront des résultats différents que le maniement des formules permet de prévoir.

Interprétation des résultats des auteurs. — Il est facile d'interpréter les résultats des auteurs qui ont expérimenté sur les Souris et les Rats, si l'on accepte mes conclusions touchant la valeur et l'hérédité de la panachure : du reste, les résultats objectifs de Crampe, Haacke, von Guaita, Castle et Allen, Darbishire, Parsons, etc., s'accordent strictement avec les miens. Ainsi, le croisement

entre panachés leur fournit toujours des panachés ; seuls, von Guaita et Parsons signalent deux Souris de robe uniforme sur un total de 151 panachés ; mais il est bien possible que ces deux individus exceptionnels aient eu une panachure très faible qui n'a pas attiré l'attention. Le croisement entre panachés et albinos donne, suivant les couples, tantôt des Souris de robe uniforme, tantôt des panachées ; évidemment les auteurs ont employé, sans s'en douter, tantôt des albinos de formule A. U, tantôt de formule A. P ou A. p. Von Guaita (1898) croise une Souris japonaise noire tachetée par un albinos et obtient 28 petits d'un gris uniforme, résultat qui me fait attribuer aux parents les formules CNP et AGU ; les produits sont, par conséquent, des trihybrides CNPAGU ; leur croisement fournit 14 albinos, 21 Souris de robe uniforme et 9 panachées, chiffres extrêmement voisins des prévisions : 11 albinos, 25 de robe uniforme et 8 panachées.

Cet accord complet entre des résultats obtenus d'une façon indépendante par divers biologistes prouve, une fois de plus, l'exactitude et la commodité des formules héréditaires, au moins en ce qui concerne les mutations étudiées jusqu'ici [1].

Conclusions

En résumé, tous les caractères des Souris dont l'hérédité a été étudiée jusqu'ici : albinisme ou pigmentation, pelage noir, gris ou jaune, panachure ou robe uniforme, différentes étapes de la panachure, valse ou locomotion rectiligne, suivent rigoureusement les lois de Mendel au double point de vue de la dominance et de la disjonction dans les gamètes. Il y a donc dans le plasma germinatif au moins 4 sortes de déterminants non corrélatifs, complètement indépendants les uns des autres puisqu'ils peuvent s'hériter séparément ; en désignant les caractères ou déterminants par des lettres conventionnelles, on obtiendra la *formule héréditaire* : par exemple, la formule héréditaire de la Souris grise sauvage est CGUR. Chacun de ces caractères peut présenter une ou plusieurs mutations : C (chromogène pigmentaire) peut être remplacé par A (albinisme) ; G (pelage gris) par N (noir) ou J (jaune) ; U (pelage

[1] Je fais cette réserve, parce qu'il y a encore chez les Souris d'autres mutations, dont l'étude détaillée amènera peut-être à compliquer les formules, qui sont suffisantes jusqu'à présent : il est certain que mes formules s'appliquent mal à une Souris singulière étudiée par Darbishire (Valseuse japonaise à yeux rouges, pelage blanc avec zones fauves), sans doute parce qu'elles sont encore trop simples.

de teinte uniforme) par une série p^1, p^2, p^3... P, correspondant à différents états de la panachure ; R (locomotion normale rectiligne) par W (valse des Souris japonaises). Les combinaisons variées de ces différentes lettres représentent autant de races pures, qui existent ou peuvent exister ; les diverses combinaisons de deux formules de races pures représentent autant d'hybrides possibles.

La panachure n'est pas représentée dans le plasma germinatif par une mosaïque du caractère pigmentaire et du caractère albinos, comme l'ont interprété Castle et Allen. J'ai montré, d'accord avec De Vries pour les végétaux, que la panachure est une mutation spéciale, indépendante de la couleur, et qui, par conséquent, peut parfaitement exister, mais non exprimée, chez les albinos. Dans l'ontogénèse, le déterminant P de la panachure agit comme un antagoniste, un anticorps des déterminants de la couleur (CG, CN, CJ), en empêchant l'apparition du pigment sur une surface plus ou moins grande, qui varie d'étendue suivant la force du déterminant P. L'effet du déterminant P est annihilé par la présence du déterminant U (robe uniforme) qui permet le développement total de la couleur. Chez un individu panaché, parfaitement homozygote, dont la panachure a une valeur quantitative p^n, les gamètes présentent des valeurs différentes de p, qui paraissent osciller autour de p^n comme centre ; en sélectant à chaque génération les individus les plus panachés, on déplace le centre des oscillations dans une direction constante, et on arrive ainsi à augmenter lentement la valeur de p, jusqu'à une limite encore inconnue.

Nancy, 18 Janvier 1904.

Index Bibliographique

1903. Bateson. The present state of knowledge of colour-heredity in Mice and Rats (*Proc. Zool. Soc. London*, vol. 2, p. 71).

1903. Castle et Allen. The heredity of albinism (*Proc. American Acad. of Arts and Sciences*, vol. 38, p. 603).

1824. Colladon. Cité dans Prévost et Dumas. Observations relatives à l'appareil générateur des animaux mâles, etc. (*Ann. Sc. Nat.*, t. 1, voir page 179).

1885. Crampe. Die Gesetze der Vererbung der Farbe (*Landwirth. Jahrbücher*, Bd 14, p. 379 et 539).

1902. Cuénot. La loi de Mendel et l'hérédité de la pigmentation chez les Souris (*Arch. Zool. exp.* (3), t. 10, Notes et Revue, p. XXVII).

1903. Cuénot. L'hérédité de la pigmentation chez les Souris, 2e note (*Arch. Zool. exp.* [4], t. 1, Notes et Revue, p. xxxiii).
1902. Darbishire. Note on the results of crossing Japanese waltzing Mice with European albino races (*Biometrika*, vol. 2, p. 101).
1903. Darbishire. Second report on the result of crossing Japanese waltzing Mice with European albino races (*Biometrika*, vol. 2, p. 165).
1903. Darbishire. Third report on hybrids between waltzing Mice and albino races (*Biometrika*, vol. 2, p. 282).
1898. Guaita (von). Versuche mit Kreuzungen von verschiedenen Rassen der Hausmaus (*Berichte der naturforsch. Gesells. zu Freiburg*, Bd 10, p. 317).
1900. Guaita (von). Zweite Mittheilung über Versuche mit Kreuzungen von verschiedenen Hausmausrassen (*Berichte der naturforsch. Gesells. zu Freiburg*, Bd 11, p. 131).
1895. Haacke. Ueber Wesen, Ursachen und Vererbung von Albinismus und Scheckung und über deren Bedeutung für vererbungstheoretische und entwicklungsmechanische Fragen (*Biol. Centralblatt*, Bd 15, p. 45).
1883. Lataste. Trois questions (*Le Naturaliste*).
1903. Parsons. Voir Bateson, p. 83.
1894. Saint-Loup. Sur le groupement des éléments pigmentaires dans le pelage des Mammifères (*Mém. Soc. Zool. de France*, t. 7, p. 65).
1901-1903. Vries (de). Die Mutationstheorie, Leipzig.

Paru le 8 Février 1903.

Les directeurs :

G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Le gérant : Charles Schleicher.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail. Paris (6e) — Téléphone : 704-75

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT — Chargé de Cours à la Sorbonne, Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA — Docteur ès sciences, Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e SÉRIE, T. II. NOTES ET REVUE 1904. N° 4

IX

ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE DE L'EMBRYON DE POULET OBTENUES EXPÉRIMENTALEMENT

(Note préliminaire [1])

par

P. Ferret — Vétérinaire au 8e Régiment d'artillerie

et

A. Weber — Prosecteur à la Faculté de Médecine de Nancy

Dans la dernière séance de la réunion biologique de Nancy [2], nous avons communiqué un nouveau procédé tératogénique applicable aux œufs d'Oiseaux. La piqûre des enveloppes secondaires (coquille, membrane coquillière et albumen) nous a permis d'obtenir un très grand nombre d'anomalies de l'aire vasculaire sur des embryons âgés de deux à trois jours. Nous nous proposons de résumer ici les plus intéressantes. Ces anomalies peuvent porter soit sur la constitution de l'aire vasculaire, soit sur sa forme.

Modifications dans la constitution de l'aire vasculaire. — L'évo-

[1] Travail du Laboratoire d'anatomie de la Faculté de Médecine de Nancy.

[2] (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 16 janvier 1903.

lution des cordons sanguins primitifs peut subir un arrêt définitif. Les cordons sanguins peuvent persister, sans formation de vaisseaux, alors l'embryon s'atrophie très tôt et dégénère, ou bien la transformation partielle des cordons sanguins en vaisseaux, permet un développement assez avancé de l'embryon. Dans ce dernier cas, l'embryon meurt et entre en dégénérescence avant la fin du troisième jour : ce fait a déjà été signalé par DARESTE [1]. Nous pensons que la mort et la dégénérescence de l'embryon ne sont pas dues à la transformation incomplète des cordons sanguins primitifs en vaisseaux et en globules sanguins, mais ont une tout autre origine. En effet, nous avons observé sur un embryon au début du quatrième jour de l'incubation, à peine moins développé que ne le comportait son âge, les faits suivants : l'aire vasculaire, limitée par une ligne sombre, était complètement dépourvue d'ilots sanguins ; à l'œil nu on n'apercevait aucun vaisseau ; l'examen à la loupe permit de voir un réseau vasculaire extrêmement fin à mailles très espacées. L'embryon avait comme malformation une cyphose assez accentuée en arrière de la région céphalique ; le cœur et les vaisseaux intra-embryonnaires étaient bien développés, mais ne renfermaient que de rares éléments sanguins. Cet exemple montre donc que le développement de l'embryon peut atteindre un degré assez avancé malgré la diminution très considérable du nombre des vaisseaux vitellins et des éléments sanguins.

Nous rangerons encore dans cette catégorie d'anomalies de l'aire vasculaire, les anévrismes des vaisseaux vitellins et les kystes sanguins sans communication avec les vaisseaux du blastoderme.

DÉFORMATIONS DE L'AIRE VASCULAIRE. — DARESTE avait déjà produit expérimentalement des modifications dans la forme de l'aire vasculaire. Son procédé consistait à porter un point de la coquille, voisin du germe, à un degré de température supérieur à celui de la couveuse. Il obtint par ce procédé des excès de développement de l'aire vasculaire au niveau du point surchauffé ; l'hétérotaxie coïncidait assez fréquemment avec cette déformation.

Dans nos expériences, la déformation se traduit le plus souvent par une encoche dans le disque de l'aire vasculaire. Cette encoche est située presque toujours au niveau de la piqûre des enveloppes de l'œuf. Il est possible de la produire à coup sûr de la façon sui-

[1] Les indications bibliographiques seront données dans le travail *in extenso* qui paraîtra dans les *Archives d'anatomie microscopique*.

vante : on perce la coquille au niveau du germe, on introduit dans l'albumen un débris de coquille, par exemple, après quoi l'œuf est placé dans la couveuse. L'aire vasculaire se développe sauf au point où le débris de coquille pèse sur elle : une très légère pression suffit donc pour arrêter en un endroit déterminé le développement des vaisseaux vitellins.

Lorsque l'encoche du bord de l'aire vasculaire ne correspond pas à l'origine d'un gros tronc vitellin, le cours des vaisseaux extra-embryonnaires peut-être régulier. Dans le cas contraire, les vaisseaux ont une distribution anormale. Les modifications peuvent porter, soit sur le mode de ramification du vaisseau, soit sur l'étendue de son territoire. L'absence d'un des principaux vaisseaux vitellins peut se rencontrer quelquefois : elle n'est pas en rapport direct avec le côté où siège la déformation de l'aire vasculaire et peut coïncider avec une disposition parfaitement normale de l'embryon et des vaisseaux intra-embryonnaires. Il est possible, dans ce cas, de voir l'aorte descendante du côté opposé à celui de l'artère omphalo-mésentérique développée, communiquer avec les artérioles de l'aire vasculaire par de fins capillaires.

Nous avons observé un certain nombre de vaisseaux vitellins surnuméraires. Ils naissent par de fins ramuscules dans le voisinage de l'embryon, augmentent progressivement de volume et vont se jeter dans le sinus terminal, le plus souvent au niveau de l'encoche de l'aire vasculaire.

En tous cas, jamais les modifications que nous venons de signaler ne paraissent avoir d'influence sur l'évolution normale de l'embryon.

Variations des vaisseaux vitellins sans déformation de l'aire vasculaire. — L'aire vasculaire peut présenter un contour parfaitement régulier, alors que ses vaisseaux ont une distribution anormale. Ainsi, les artères omphalo-mésentériques offrent quelquefois une asymétrie très nette. Cette asymétrie provient le plus souvent, de ce que la piqûre des enveloppes de l'œuf a produit une légère atrophie des vaisseaux, du côté correspondant de l'aire vasculaire. Les anévrismes sont fréquents dans le territoire pauvre en vaisseaux.

Dans certains cas, l'embryon n'occupe pas sa place habituelle dans l'aire vasculaire : il est déplacé et très voisin du point lésé de l'albumine. On est en présence d'une atrophie de l'aire vasculaire

du coté de la piqûre et, par compensation, d'un excès de développement du côté opposé. C'est dans cette dernière zône que viennent se ramifier les artères omphalo-mésentériques.

Nous avons observé l'absence complète d'une des artères omphalo-mésentériques sur une aire vasculaire circulaire, possédant un embryon normal. L'artère développée se ramifiait des deux côtés du blastoderme. La moitié de l'aire vasculaire privée d'artère omphalo-mésentérique recevait quelques capillaires de l'aorte descendante correspondante.

L'hétérotaxie n'a jamais été observée. Les inégalités de développement des deux moitiés de l'aire vasculaire, pas plus qu'un développement exagéré du côté droit de l'embryon (par rapport au côté gauche) n'ont inversé la position des organes asymétriques.

X

INFLUENCE DE LA PIQURE DES ENVELOPPES SECONDAIRES DE L'ŒUF DE POULE SUR L'ORIENTATION DE L'EMBRYON

(Note préliminaire [1])

par

P. Ferret, Vétérinaire au 8e Régiment d'Artillerie
et
A. Weber, Prosecteur à la Faculté de Médecine de Nancy

On sait que les déviations dans l'orientation de embryon de Poulet sont fréquentes en dehors de toute influence troublant l'évolution du germe. Féré a montré que par des interventions diverses, on peut augmenter de près d'un tiers le nombre de ces déviations. Cet auteur a noté sur un grand nombre d'œufs témoins les déviations de l'embryon dépassant 450°. Il en a 4,06 p. 100 à droite ; 12,18 p. 100 à gauche ; 1,74 p. 100 égales à 180° ; dans ces derniers cas, il y a retournement complet de l'embryon ou interversion.

Dans nos expériences, nous avons pu constater que les déviations de l'embryon sont fréquentes lors de la lésion des enveloppes secondaires de l'œuf, mais qu'elles ne paraissent pas en rapport direct, en ce qui concerne leur direction ou leur degré d'importance,

[1] Travail du Laboratoire d'anatomie de la Faculté de Médecine de Nancy.

ni avec la position de la piqûre des enveloppes, ni avec la profondeur à laquelle elle a été faite.

Dans les cas de perforation de la coquille seulement, nous n'avons pas observé de déviation de l'embryon. La perforation de la coquille et de la membrane coquillière a donné 7,69 p. 100 de déviations à gauche, 30,76 p. 100 de déviations à droite et 15,38 p. 100 d'interversions. A la suite de piqûre au niveau de la chambre à air, nous avons trouvé 10 p. 100 de déviations à gauche, 10 p. 100 à droite et 5 p. 100 d'interversions. Les cas de piqûre au petit pôle de l'œuf, ont fourni 20 p. 100 de déviations à gauche, 20 p. 100 de déviations à droite et aucune interversion. Enfin sur les œufs qui ont subi une rotation de 180° après la piqûre des enveloppes, nous comptons 18,18 p. 100 de déviations à gauche, 9,09 de déviations à droite et 18,18 d'interversions.

On remarquera la proportion assez forte de cas d'interversions que nous avons obtenu.

Comment concevoir ces déviations de l'embryon ?

D'après Rabaud, « les désorientations de l'embryon prouvent que les différenciations normales s'effectuent normalement aux dépens de régions quelconques du blastoderme, pourvu que ces régions soient placées dans des conditions normales. » Il ajoute qu'il y a là des faits en opposition avec la théorie de la mosaïque de Roux et que d'autre part les différenciations du germe proviennent bien d'actions incidentes. En somme Rabaud considère le germe et par conséquent le jaune de l'œuf, comme immobile et n'étant pas susceptible de mouvement de rotation à l'intérieur de l'albumen.

Nous ne partageons pas à ce point de vue les idées de Rabaud. Koelliker et Mathias-Duval ont montré, depuis longtemps, que dès le début de la segmentation de l'œuf de Poule, il y avait indication de la symétrie bilatérale de l'embryon. Il est possible à ce stade, d'après les dimensions des blastomères, de reconnaître l'extrémité céphalique et l'extrémité caudale. En outre, il y a un rapport étroit entre la position qu'occupera l'embryon dans le germe et le lieu où se font les phénomènes de gastrulation ; la ligne primitive se constitue toujours aux dépens des blastomères plus volumineux situés en arrière de la région céphalique.

Il est facile de constater que le jaune de l'œuf a une certaine mobilité à l'intérieur de l'albumine ; il est directement entouré par une couche assez fluide de cette enveloppe. Nous croyons que c'est

à cette mobilité que sont dus la plupart des cas de déviations de l'embryon, surtout ceux qui ne s'accompagnent pas de malformations de l'aire vasculaire. L'orientation de l'embryon dans l'œuf est déterminée avant même que l'œuf ne soit pondu et que les influences expérimentales puissent agir. La piqûre des enveloppes secondaires de l'œuf de Poule peut déterminer très tôt des déviations du germe ; il est possible de les reconnaître au stade de ligne primitive, avant même qu'aucune modification d'ordre tératologique puisse se remarquer dans la région embryonnaire.

La mobilité du jaune dans l'albumine permet ainsi au germe de s'éloigner du point lésé, en se rapprochant le plus souvent de la chambre à air et sans qu'il y ait généralement de déviation de l'embryon.

Nous avons observé aussi un cas intéressant, indiquant qu'il peut y avoir déviation de l'embryon sans rotation du reste du blastoderme. Il s'agit d'un embryon parfaitement normal, dévié de 90° à gauche sur une aire vasculaire qui n'a subi aucune rotation ; les vaisseaux vitellins sont normaux, et aboutissent à l'embryon suivant le mode habtiuel ; l'artère omphalo mésentérique droite se distribue à la moitié droite de l'aire vasculaire, du côté caudal de l'embryon ; l'artère gauche du côté de l'extrémité céphalique ; les veines vitellines antérieures du còté droit de l'embryon, les veines postérieures du côté gauche.

Notons encore que l'inversion de la torsion sur l'axe longitudinal de l'embryon est assez fréquente, lorsque la piqûre des enveloppes a porté à droite du germe. Supposant que, normalement, la position de la chambre à air de l'œuf peut avoir quelqu'influence sur le sens de cette torsion sur l'axe longitudinal, nous avons cherché à déplacer la chambre à air avant de soumettre l'œuf à l'incubation. Voici comment nous avons procédé. Nous avons rompu avec précaution une zone circulaire de coquille, située à la petite extrémité de l'œuf ; nous avions eu soin de ne pas déchirer la membrane coquillière. L'œuf était alors placé verticalement, la grosse extrémité en bas, et la paroi externe de la chambre à air perforée. Cette dernière se vidait aussitôt et ses deux parois s'appliquaient étroitement l'une sur l'autre ; l'orifice était obturé par une goutte de cire. Dans l'œuf ainsi préparé, la membrane coquillière de la petite extrémité jouait désormais le rôle de paroi interne de la chambre à air. Pour éviter l'évaporation trop rapide à ce niveau,

nous avions recouvert cette région par une lame de papier, collée en quelques points à la coquille. L'œuf fut mis à l'étuve, l'embryon recueilli au bout de 47 heures d'incubation était normal, orienté comme d'ordinaire, et présentait sa torsion habituelle sur l'axe longitudinal ; l'aire vasculaire n'offrait aucune anomalie.

La position de la chambre à air semble donc sans effet sur l'orientation de l'embryon et sur le sens de la torsion suivant l'axe longitudinal. Les causes de cette orientation et du sens de cette torsion restent encore parfaitement inconnues chez les Oiseaux.

XI

SUR UNE DISPOSITION SPÉCIALE DE LA CHROMATINE, DANS LA SPERMATOGÉNÈSE DU *GRYLLUS CAMPESTRIS*, REPRODUISANT DES STRUCTURES OBSERVÉES SEULEMENT DANS L'OVOGÉNÈSE

par D.-N. Voinov
Professeur à la Faculté des Sciences de Bucarest

J'ai trouvé dans les éléments séminaux du *Gryllus campestris*, une disposition de la chromatine, qui rappelle des faits connus seulement dans l'ovogénèse de quelques Animaux.

Les spermatocytes de premier ordre du *Gryllus campestris* se distinguent immédiatement par l'aspect particulier de leurs noyaux. A l'état de maturité complète, ils ont un gros noyau (10 μ, 8) sphérique, contenant à son intérieur un corps ovalaire, dont le diamètre mesure, en moyenne, 3 μ, 6, et qui représente toute la substance chromatique condensée de la cellule. Dans quelques noyaux on ne voit rien d'autre ; le suc nucléaire est presque complètement homogène et se colore uniformément et de la même façon que le cytoplasme. Dans d'autres noyaux, on aperçoit un réseau de linine, complètement incolore et qui a plutôt l'aspect d'un filament, à cause de l'épaississement de quelques cordons. Le centrosome se voit dans le cytoplasme sous la forme d'une granulation sphérique.

Il est certain que le corps ovalaire du noyau est constitué par la chromatine ; son origine le prouve, et puis c'est la seule partie

nucléaire qui absorbe, d'une manière intense, les colorants spécifiques de la chromatine : l'hématoxyline ferrique, le rouge magenta, le violet de gentiane etc. Mais sa constitution double m'oblige à le distinguer du simple nucléole-nucléinien (Carnoy), ou du corps nucléinien (O. Hertwig) ; je le désignerai donc sous le nom de *corps nucléinien double*.

Ce corps nucléinien double, libre dans la cavité du noyeau, est placé d'habitude à la périphérie, et se trouve en contact avec la face interne de la membrane nucléaire. Il est constitué par deux corpuscules qui se touchent intimement, sans se fusionner. Chacun de ces deux corpuscules constitutifs, a la valeur d'un nucléole-nucléinien (pseudo-nucléole de Rosen) ; mais on doit les distinguer d'après l'époque de leur formation, en pseudo-nucléole primaire et en pseudo-nucléole secondaire.

On comprend mieux la constitution de mon corps nucléinien double, si l'on examine les différents stades d'évolution des éléments séminaux.

1° Dans le noyau des spermatocytes jeunes, les deux corpuscules sont séparés et éloignés l'un de l'autre. Ils sont plus petits que dans le stade précédent, et présentent les mêmes réactions colorantes. Pendant la période d'accroissement des spermatocytes, ils se rapprochent et se touchent pour constituer le corps double dont nous avons par é.

2° Dans les spermatogonies on voit le mode de formation de ces corpuscules.

Les plus jeunes stades rencontrés présentaient déjà la différenciation en spermatogonies primaires et en cellules nutritives primaires. Les deux espèces d'éléments ont, à ce moment, un seul nucléole-nucléinien, et diffèrent seulement par la position qu'ils occupent dans la cavité testiculaire, et par l'aspect général de leurs noyaux. Les cellules folliculaires sont périphériques et ont le noyau plus clair, tandis que les cellules séminales sont plus centrales et leur noyau est plus foncé. On ne peut décrire d'une manière précise la structure des noyaux de ces spermatogonies, à cause de leur petitesse relative (9 μ) et surtout de leur coloration uniforme. Cependant on voit clairement un pseudo-nucléole coloré d'une manière intense et, dans le reste de la cavité, un réseau incomplet et des granulations faiblement colorées. Le pseudo-nucléole a une forme irrégulière, plus ou moins anguleuse ; il correspond au

nucléole chromatique des cellules folliculaires et représente le corpuscule primaire des spermatocytes. Les granulations faiblement chromatiques se condensent petit à petit dans une même direction, formant ainsi, vers la périphérie du noyau, un tronçon de filament chromatique. Ce tronçon formera le corpuscule chromatique que j'appelerai secondaire, puisqu'il se constitue après le corpuscule primaire, avec les restes de la chromatine nucléaire.

*
* *

Cette tendance à la condensation en un corps plus ou moins sphériques, cette espèce d'autonomie que présente la chromatine à l'état de repos vis-à-vis des autres substances nucléaires, se manifeste dans toute la lignée séminale. On la retrouve dans les spermatides et, peut-être, cette particularité influence-t-elle un peu les phénomènes spermatogénétiques ultimes.

J'ai vu dans les spermatides jeunes, au commencement de leur formation, un stade à réseau typique. Mais c'est un état passager ; il est remplacé immédiatement par un autre stade, caractérisé de nouveau par l'individualisation de la chromatine, et qui dure pendant toute la métamorphose de la spermatide. Dans le noyau de la spermatide on voit trois à quatre corpuscules chromatiques sphériques et libres. Ce ne sont pas des chromosomes, car ils ne suivent ni ne précèdent une division ; ni des descendants directs du corps nucléinien double des spermatocytes, car ils dérivent de la transformation du réseau typique initial de la spermatide. Ils se maintiennent comme corps indépendants jusqu'à ce qu'ils se dissolvent pour participer à la constitution de la tête du spermatozoïde. Pendant la diminution du noyau une vacuole centrale apparaît à son intérieur ; elle augmente progressivement et pousse à la périphérie toute la substance solide nucléaire, ainsi que les nucléoles chromatiques. Le noyau se transforme donc en une espèce de vésicule, à paroi épaissie, dans laquelle se trouvent les nucléoles en voie de dissolution. La paroi de la vésicule nucléaire contient plus de chromatine que la partie centrale, et cette disposition se maintient dans la tête du spermatozoïde. A ce point de vue, la tête du spermatozoïde peut être comparée à un tube, dont les parois sont constituées par la chromatine et la partie centrale par la substance achromatique.

*
* *

Ainsi donc, la caractéristique structurale de l'état de repos, dans

toute la lignée séminale du *Gryllus campestris*, est la disposition nucléolaire de la chromatine.

Quant à ce qui se passe à l'état kinétique, je ne puis dire que ceci : pendant la période de préparation pour la division de maturation, un filament enroulé, évident et achromatique, se différencie dans la cavité nucléaire du spermatocyte.

Ensuite ce filament devient progressivement chromatique par le dépôt à sa surface de microsomes chromatiques de plus en plus nombreux. Un spirème typique est ainsi constitué.

J'ai fait à ce moment deux observations, qui peuvent être importantes pour l'explication de l'organisation du spirème. Le corps nucléinien double change de propriétés chimiques, et montre une autre réaction colorante ; en même temps tout le suc nucléaire se colore comme la chromatine. Ces deux phénomènes concomitants, montreraient que la chromatine diffuse du corps nucléaire dans le suc nucléaire, et se précipite sous forme de microsomes à la surface du filament de linine.

En tout cas il n'y a pas une fragmentation du corps nucléinien double en karyomérites, comme on l'a constaté récemment pour les œufs des Trématodes. (Goldschmidt 1902, Janicki 1903).[1]

XII

SUR UN PROCÉDÉ NOUVEAU POUR FAIRE DES COUPES MICROSCOPIQUES DANS LES ANIMAUX POURVUS D'UN TÉGUMENT CHITINEUX ÉPAIS

par S. Metalnikoff
du Laboratoire zoologique de l'Académie des Sciences de Saint-Pétersbourg

Les difficultés que présentent les téguments chitineux épais à la préparation de coupes minces sont bien connues de tous les naturalistes. On s'est efforcé, depuis longtemps, à trouver un moyen pratique pour se débarasser de la chitine, et l'on y parvient actuellement soit en la dissolvant dans de l'eau de javelle, soit en la ramollissant par l'ébullition dans certains agents fixateurs.

[1] J'ai trouvé une structure semblable dans la spermatogénèse des papillons *Colias hyale* et *Colias edusa*. J'en donnerai une description détaillée, avec des figures, dans un prochain travail.

La première de ces méthodes présente l'inconvénient que l'eau de javelle dissout non seulement la chitine mais aussi tous les autres tissus ; cette méthode n'est donc applicable qu'aux objets munis d'un tégument chitineux ininterrompu, qui puisse empêcher l'eau de javelle de pénétrer dans les tissus. En outre, il faut avoir soin de boucher toutes les solutions de continuité de la chitine, qui pourraient conduire dans l'intérieur de l'organe ou de l'animal qu'on veut couper, au moyen de la paraffine ; cette substance empêche le réactif d'agir.

La seconde méthode, c'est-à-dire l'ébullition dans un agent fixateur, ne donne pas toujours de bons résultats, car la chitine épaisse ne se ramollit pas suffisamment par ce procédé.

En étudiant, ces derniers temps, des Insectes et leurs chrysalides, munis d'un tégument chitineux très épais, je me suis servi de la méthode suivante, qui me semble pouvoir être utile à tous ceux qui travaillent sur des animaux à téguments chitineux résistants.

J'inclu d'abord l'objet dans la paraffine, suivant la méthode ordinaire. Ensuite, j'enlève la paraffine à l'aide d'un scalpel sur toutes les parties couvertes de chitine. (Pour mieux enlever la paraffine on peut utiliser aussi un pinceau imbibé de xylol).

Je plonge ensuite l'objet dans de l'eau de javelle.

Comme l'eau de javelle n'agit point sur la paraffine, les tissus imbibés de cette matière sont parfaitement préservés tandis que les téguments chitineux, non protégés par la paraffine, se ramollissent sous l'influence de l'eau de javelle.

Les objets sont traités par l'eau de javelle pendant 24 heures environ, si la couche chitineuse est très épaisse ; pour les objets à couche chitineuse mince, ce laps de temps pourra être réduit de beaucoup.

Lorsque la couche chitineuse est très mince, on aura soin de diluer l'eau de javelle avec de l'eau distillée. Après le traitement par l'eau de javelle, on fait une inclusion nouvelle dans la paraffine et on fait les coupes comme d'ordinaire.

M. K. Davydoff, qui étudie, dans notre laboratoire, les Télyphones pourvus d'une couche de chitine extraordinairement épaisse, s'est servi dernièrement de mon procédé et a obtenu de bons résultats.

XIII

BIBLIOTHÈQUE DU LABORATOIRE ARAGO[1]

MÉMOIRES ET VOLUMES ISOLÉS

G (*Suite*)

GRASSI (B.). — I Chetognati. Anatomia e sistematica con aggiunte embriologiche, Rome, 1882.

GRASSI (B.). — Lo sviluppo della colonna vertebrale nei Pesci ossei, Roma, 1883.

GRASSI (B.) — Intorno ad un nuovo Aracnide artrogastro (*Kœnenia mirabilis*) che crediamo rappresentante d'un nuovo ordine (*Microteliphonida*), 1885.

GRASSI (B.). — Anatomie comparée des Thysanoures et considérations générales sur l'organisation des Insectes, Turin, 1889.

GRATELOUP (de) et V. RAULIN. — Tableau statistique et géographique du nombre d'espèces de Mollusques terrestres et fluviatiles vivants et fossiles de la France, Bordeaux, 1855.

GRATELOUP (de) et V. RAULIN. — Deuxième tableau statistique et géographique du nombre d'espèces de Mollusques terrestres et fluviatiles vivants et fossiles de la France, Bordeaux, 1855.

GRATELOUP (de). — Essai sur la distribution géographique, orographique et statistique des Mollusques terrestres et fluviatiles vivants du département de la Gironde, Bordeaux, 1858.

GRAVIER (Ch.). Recherches sur les Phyllodociens, Lille, 1896.

GREEFF (R.). — Ueber den Bau der Echinodermen, Marburg, 1872.

GREEFF (R.). — Ueber den Bau und die Entwickelung der Echiuren, Marburg, 1877.

GREEFF (R.). — Ueber den Bau der Echiuren, Marburg, 1879.

GREEFF (R.). — I. Ueber *Siphonops thomensis* Barboza du Bocage. Beitrag zur Kenntniss der Cœcilien (Gymnophionen). — II. Ueber die Edelkoralle (*Corallium rubrum*) der Capverdischen Inseln, Marburg, 1884.

GREEFF (R.). — Ueber die Erd-Apiöben, Marburg, 1891.

GREEN (E.-E.). — The *Coccidæ* of Ceylon, 2 vol., London, 1896-1899.

GROBBEN (C.). — Beiträge zur Kenntniss der männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden, Wien, 1878.

GROOM (T.-T.) — On the orientation of *Sacculina*, Cambridge, 1891.

GRUBE (E.). — Actinien, Echinodermen und Würmer des Adriatischen- und Mittelmeers, Königsberg, 1840.

GRUBE (E.). — Beschreibungen einiger Anneliden und Gephyreen des rothen Meeres, Wien, 1868.

GRUBE (E.). — Beschreibungen neuer oder weniger bekannter von Anneliden des rothen Meeres, Berlin, 1869.

GRUBE (E.). — Mittheilungen über St. Malo und Roscoff und die dortige Meeres besonders die Annelidenfauna, Breslau, 1870.

[1] Voir *Notes et Revue* 1901, nos 2, 4, 5, 1902, nos 2, 3, 6, 7, 1903, nos 1, 2, 5, 8, 9, 1904, no 2.

GRUBE (E.). — *Annulata semperiana*. Beiträge zur Kenntniss der Annelidenfauna der Philippinen, Saint-Pétersbourg, 1878.

GRUBE (E.). — Mittheilungen über St-Vaast-la-Hougue und seine Meeres-besonders seine Annelidenfauna, Breslau.

GUIART (J). — Etude sur la glande thyroïde dans la série des Vertébrés et en particulier chez les Sélaciens, Paris, 1896.

GUIART (J.). — Contribution à l'étude des Gastéropodes opisthobranches et en particulier des Céphalaspides, Lille, 1901.

GUIGNARD (L.). — Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire et les phénomènes de la division communes aux Végétaux et aux Animaux, Paris, 1885.

GUIGNARD (L.). — Nouvelles études sur la fécondation. Comparaison des phénomènes morphologiques observés chez les Plantes et chez les Animaux, Paris, 1891.

GULDBERG (F.-O.). — Die cirkular bewegung als thierische Grund bewegung, ihre Ursache, Phänomenalität und Bedeutung.

GULDBERG (G.-A.) and F. NANSEN. — On the development and structure of the Whale, Bergen, 1894.

GULDBERG (G.-A.). — Etudes sur la dyssymétrie morphologique et fonctionnelle chez l'Homme et les Vertébrés supérieurs, Christiania, 1897.

GUNTHER (A.). — The Reptiles of british India, London, 1864.

GUNTHER (A.). — Catalogue of the Fishes in the british museum, 8 vol., London, 1870.

GUNTHER (A.). — An introduction to the study of Fishes, Edinburgh, 1880.

GWYN JEFFREYS (J.). — Preliminary report of the biological results of a cruise in H. M. S. "Valorous" to Davis strait in 1875, London, 1876.

H

HADDON (A.-C.). — On two species of Actiniæ from the Mergui Archipelago, London, 1887.

HADDON (A.-C.). — An introduction to the study of embryology, London, 1887.

HADDON (A.-C.). — A revision of the british Actiniae, Dublin, 1889.

HAECKEL (E.). — Die Radiolarien (*Rhizopoda radiaria*), 2 vol., Berlin, 1862.

HAECKEL (E.). — Ueber die Crambessiden, eine neue Medusen-Familie aus der Rhizostomeengruppe, Leipzig, 1868.

HAECKEL (E.). — Natürliche Schöpfungsgeschichte, Berlin, 1870.

HAECKEL (E.). — Biologie der Kalkschwämme (Calcispongien oder Grantien), 3 vol., Berlin, 1872.

HAECKEL (E.). — Biologie der Kalkschwämme, Berlin, 1872.

HAECKEL (E.). — Zur Morphologie der Infusorien, Leipzig, 1873.

HAECKEL (E.). — Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte der Menschen, Leipzig, 1874.

HAECKEL (E.). — Ziele und Wege der heutigen Entwickelungsgeschichte, Iena, 1875.

HAECKEL (E.). — Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere, Iena, 1876.

HAECKEL (E.). — Arabische Korallen, Berlin, 1876.

HAECKEL (E.). — Le règne des Protistes, trad. française, Paris, 1879.

HAECKEL (E.). — Generelle Morphologie der Organismen, 2 vol., Berlin, 1886.

HAECKEL (E.). — Ueber den Organismus der Schwämme und ihre Verwandtschaft mit den Corallen, Iena.

HAECKEL (E.). — Die Gastraea-theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter, Iena.

HAFKINE (W.-M.). — Maladies infectieuses des Paramécies, Sceaux.

HAFKINE (W.-M.). — Recherches sur l'adaptation au milieu chez les Infusoires et les Bactéries. Contribution à l'étude de l'immunité, Sceaux.

HAIME (J.). — La Pisciculture, Paris.

HALLER (B.). — Die Organisation der Chitonen der Adria, Wien, 1882.

HALLER (B.). — Zur Kenntniss der Muriciden, eine vergleichend anatomische Studie. I Theil. Anatomie des Nervensystemes, Wien, 1882.

HALLER (B.). — Die Organisation der Chitonen der Adria, Wien, 1883.

HALLEZ (P.). — Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés, Lille, 1879.

HALLEZ (P.). — Sur un nouveau Rhizopode (*Arcuothrix Balbianii* nov. gen., nov. sp.), Lille, 1885.

HALLEZ (P.). — Recherches sur l'embryogénie et sur les conditions du développement de quelques Nématodes, Paris, 1885.

HALLEZ (P.). — Anatomie de l'*Atractis dactylura* (Duj.), Paris, 1887.

HALLEZ (P.). — Rapport sur la question de la *Silpha opaca* et sur la possibilité de détruire cet Insecte en grande quantité, Lille, 1888.

HALLEZ (P.). — Morphogénie générale et affinités des Turbellariés, Lille, 1892.

HANCOCK (A.) and D. EMBLETON. — On the anatomy of Doris, London, 1852.

HANCOCK (A.). — On the organization of the Brachiopode, London, 1857.

HANSEN (A.). — Recherches sur les Annélides recueillies par E. Van Beneden au Brésil et à la Plata, Bruxelles, 1881.

HANSEN (A.). — *Neomenia*, *Proneomenia* und *Chætoderma*, Bergen, 1889.

HANSEN (J.-A.). — Terminaison des nerfs dans les muscles du corps de la Sangsue, Paris.

HANSEN (H.-J.). — Fabrica oris Dipterorum, Dipterernes mund i anatomisk og systematisk henseende, Copenhague, 1883.

HANSEN (H.-J.). — *Cirolanidæ* et familiæ nonnullæ propinquæ Musei Hauniensis, Copenhague, 1890.

HANSEN (H.-J.). — Organs and characters in different orders of Arachnids, Copenhague, 1893.

HANSEN (H.-J.). — The *Chonios tomatidæ* a family of Copepoda parasites on Crustacea malacostraca, Copenhague, 1897.

HANSEN (H.-J.) and W. SORENSEN. — The order *Palpigradi*, Thor, 1897.

HARTING (P.). — Mémoire sur le genre *Poterion*, Utrecht, 1870.
HARTING (P.). — Recherches de morphologie synthétique sur la production artificielle de quelques formations calcaires organiques, Amsterdam, 1872.
HARTING (P.). — Notices zoologiques.
HARTLAUB (C.). — Zur Kenntniss der Gattungen *Margelopsis* und *Nemopsis*, Göttingen, 1899.
HARTMEYER (R.). — Meeresfauna von Bergen. Holosome Ascidien, Bergen, 1901.
HARTOG (M.-M.). — The morphology of Cyclops and the relations of the Copepoda, London, 1888.
HARTOG (M.-M.). — On the organ of Bojanus in *Anodon*.
HASSE (C.). — Die fossilen Wirbel. Leipzig, 1878.
HATSCHEK (B.). — Lehrbuch der Zoologie, Iena, 1888-1891.
HATTA (S.). — Contributions to the morphology of Cyclostomata, Tokyo, 1900.
HAYEM (G.). — Nouvelles recherches sur la coagulation du sang, Paris, 1882.
HAYEM (G.). — Recherches sur l'évolution des hématies dans le sang de l'Homme et des Vertébrés, Paris.
HEDLUNG (T.). — Einige Muriceiden der Gattungen *Achanthogorgia*, *Paramuricea* und *Echinomuricea* in zoologischen Museum der Universität Upsala, Stockholm, 1890.
HEIDENHAIN (M.). — Cytomechanische Studien, Leipzig, 1895.
HEINDENHAIN (M.). — Neue Erlaüterungen zum Spannungsgesetz der centrirten Systeme, Iena, 1897.
HEIDER (A. von). — *Sagartia troglodytes* Gosse, ein Beitrag zur Anatomie der Actinien, Wien, 1877.
HEIDER (A. von). — *Cerianthus membranaceus* Haime, ein Beitrag zur Anatomie der Actinien, Wien, 1879.
HEIDER (A. von). — Die Gattung *Cladocora* Ehrenb., Vienne, 1881.
HEIDER (K.). — Ueber die Anlage der Keimblätter von *Hydrophilus piceus*. Berlin, 1886.
HEIDER (K.). — Mittheilungen über die Embryonalentwicklung der Salpen, Leipzig, 1893.
HEIDER (K.). — Beiträge zur Embryologie von *Salpa fusiformis* Cuv. Frankfurt a. M., 1895.
HELLER (C.). — Die Crustaceen des südlichen Europa. *Crustacea podophthalmia*, Wien, 1863.
HELLER (C.). — Die Zoophyten und Echinodermen des Adriatischen Meeres, Wien, 1868.
HELLER (C.). — Untersuchungen über die Tunicaten des Adriatischen Meeres, Wien, 1874-1877.
HELLER (C.). — Neue Crustaceen und Pycnogoniden, gesammelt während der k. k. österr.-ungar. Nordpol-Expedition, Wien, 1875.
HENNEGUY (F.). — Procédé technique pour l'étude des embryons de Poissons, Paris, 1878.

Henneguy (F.). — Note sur la chute des œufs de l'ovaire chez les Batraciens, Paris, 1878.
Henneguy (L.-F.). — Note sur quelques faits relatifs aux premiers phénomènes du développement des Poissons osseux, Paris, 1880.
Henneguy (L.-F.). — Contribution à l'embryogénie des Chalcidiens, Paris, 1891.
Henneguy (L.-F.). — Essai de classification des œufs des Animaux au point de vue embryogénique, Paris, 1892.
Henneguy (L.-F.). — Leçons sur la cellule, morphologie et reproduction, Paris, 1896.
Henneguy (L.-F.). — Les modes de reproduction des Insectes, Paris, 1899.
Henneguy (L.-F.). — Germination des spores du Volvox dioïque, Paris.
Henseval (M.). — Étude comparée des glandes de Gilson, organes métamériques des larves d'Insectes, Louvain, 1895.
Henseval (M.). — Les glandes buccales des larves de Trichoptères, Louvain, 1895.
Henseval (M.). — Les glandes à essence du *Cossus ligniperda*, Louvain, 1895.
Henseval (M.). — Recherches sur l'essence du *Cossus ligniperda*, Louvain, 1897.
Herdman (W.-A.). — Additionnal notes on the Invertebrate fauna of Lamlash Bay, Edinburgh, 1880.
Herdman (W.-A.). — On the genus *Culeolus*, Edinburgh, 1881.
Herdman (W.-A.). — On the structure of *Sarcodictyon*, Edinburgh, 1883.
Herdman (W.-A.). — Report on the Tunicata collected during the Cruise of H. M. S. " Triton ", Edinburgh, 1883.
Herdman (W.-A.). — Report upon the Tunicata dredged during the cruises of H. M. S. S. " Porcupine " and " Lightning ", Edinburgh, 1884.
Herdman (W.-A.) and J.-A. Clubb. — Second report of Nudibranchiata of the L. M. B. C. District, Liverpool, 1889.
Herklots (J.-A.). — Notices pour servir à l'étude des Polypiers nageurs, ou Pennatulides, Leiden, 1858.
Hérouard (E.). — Recherches sur les Holothuries des côtes de France, Paris, 1890.
Hérouard (J.). — Sur les courants de nutrition des Brachiopodes, Paris, 1877.
Herrick (F.-H.). — The american Lobster, a study of its habits and development, Washington, 1895.

Paru le 25 Février 1904.

Les directeurs :

G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Le gérant : Charles Schleicher.

Eug. Morieu, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail. Paris (6e) — Téléphone : 704-75

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Chargé de Cours à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e SÉRIE, T. II. NOTES ET REVUE 1904. N° 5

XIV

RECHERCHES SUR LA FIGURE ACHROMATIQUE DE LA CYTODIÉRÈSE ET SUR LE CENTROSOME

par

P. Bouin

Professeur agrégé à la Faculté de Médecine de Nancy

Nous avons retrouvé dans les mitoses spermatocytaires du Géophile la structure du centrosome et la disposition de la figure achromatique que nous avons signalées chez un autre Myriapode, le *Lithobius forficatus*. Nous avons fait cette constatation avec netteté surtout pendant la mitose des spermatocytes de 2e ordre. Nous désirons revenir sur ces particularités avec quelques détails.

I. Le Centrosome. — Le centre cinétique des spermatocytes chez le Géophile est constitué par un aster puissant, une sphère attractive et un centrosome.

Celui-ci représente une masse assez volumineuse, arrondie ou ovoïde. Elle paraît être formée par une substance de nature cytoplasmique, comme le font présumer ses réactions microchimiques.

Elle conserve, il est vrai, une teinte noirâtre après coloration par l'hématoxyline ferrique; mais elle se décolore complètement si on laisse agir la solution différenciatrice. Elle se teint alors avec énergie par les colorants cytoplasmiques, éosine, méthyéosine, orange, etc. Elle ne diffère pas, à ce point de vue, des amas cytoplasmiques condensés, comme les Nebenkerne, idiozomes, noyaux vitellins. Tout autour de ce centrosome, on distingue une sphère attractive, qui offre les particularités décrites par VAN BENEDEN à propos de la sphère chez *Ascaris megalocephala*. Elle est constituée par une zone médullaire, large, claire et finement granuleuse et par une zone

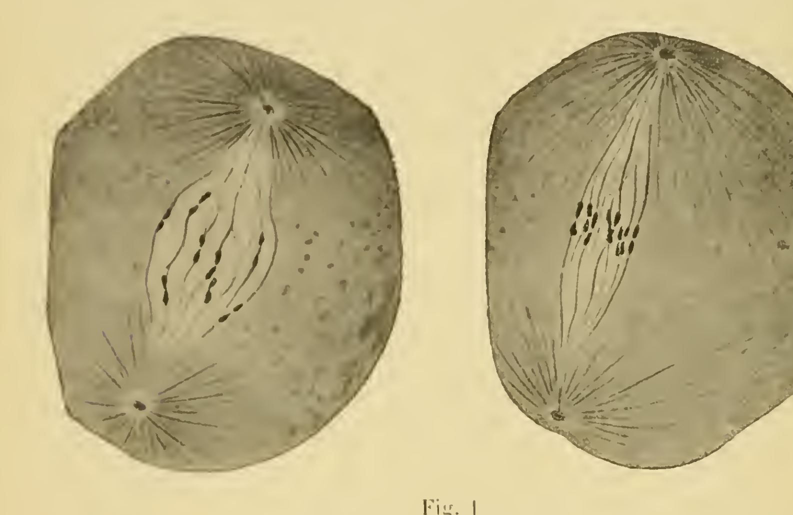


Fig. 1

Fig. 1. — Spermatocytes de 2e ordre du *Geophilus linearis*. Fixation par le formol picro-acétique; coloration par l'hématoxyline ferrique et la méthyl-éosine. Structure des centres cinétiques : chaque centrosome renferme deux centrioles. × 1500.

corticale plus grossièrement granuleuse. Les rayons astériens, très puissants au niveau de cette zone corticale, deviennent extraordinairement fins et délicats à l'intérieur de la zone médullaire et se prolongent vers le centrosome sur la périphérie duquel ils s'insèrent en grand nombre. D'autre part, à l'intérieur du centrosome, on distingue deux très fins granules colorés en noir intense. Ils sont punctiformes ou bâtonoïdes et sont accolés l'un contre l'autre. Ils résistent pendant longtemps à l'action différenciatrice de la solution ferrique, plus longtemps que la chromatine nucléaire. Ils offrent donc les mêmes réactions que cette dernière substance, et s'opposent,

par leur structure microchimique, au reste de la masse centrosomienne. Rappelons qu'une telle structure du centrosome a été découverte par BOVERI dans les cytodiérèses des blastomères chez *Ascaris megalocephala* et a été retrouvée par beaucoup d'auteurs dans les objets les plus divers (ZIEGLER, FRANCOTTE, VAN DER STRICHT, MEVES, etc). BOVERI (1901) a donné à ces fins granules le nom de *granules centraux* ou *centrioles* (fig. 1).

Un grand nombre de questions se posent à l'endroit de la signification morphologique de ces centrosomes. Nous voulons seulement retenir les suivantes :

Le centrosome proprement dit fait-il partie de la sphère attractive ou en est-il indépendant ? — Représente-t-il un organe spécifique et permanent ou un organe contingent et transitoire ? — Les doubles granules de FLEMMING sont-ils des centrosomes ou des centrioles ?

VAN DER STRICHT (1898) a observé, dans les mitoses de maturation chez *Thysanozoon Brocchi*, des centrosomes qui présentent avec une netteté remarquable la double constitution que nous venons de signaler chez *Geophilus linearis*. Il admet qu'un tel centrosome répond au corpuscule central de VAN BENEDEN, plus la zone médullaire de la sphère attractive. Les dessins et les belles préparations de ce biologiste plaident en faveur de cette interprétation. Les irradiations astériennes s'attachent directement sur le centrosome, sans s'amincir et sans paraître traverser une région de la sphère rappelant la zone médullaire. Celle-ci n'existe pas ou ne paraît pas exister dans cet objet ; aussi VAN DER STRICHT a-t-il considéré la masse volumineuse du centrosome comme la zone médullaire de la sphère, épaissie et délimitée de la zone corticale par une sorte de membrane. Le grain central du *Thyzanozoon* est donc l'équivalent du corpuscule central de VAN BENEDEN (1883) et le centrosome est l'équivalent de la zone médullaire de la sphère attractive (centrosphère). Certains auteurs, comme MEVES pendant un certain temps, ont partagé cette manière de voir. Nous-même avons constaté dans certains objets, et en particulier chez *Astacus fluviatilis*, des centrosomes ayant la même constitution et les mêmes rapports avec la sphère attractive que ceux du *Thyzanozoon*. Nous ne pensons pas, cependant, que l'interprétation de VAN DER STRICHT soit exacte, tout au moins pour ce qui concerne les centrosomes des Myriapodes.

Le centrosome de ces objets, comme nous l'avons vu, est entouré par une sphère qui présente la disposition décrite par VAN BENEDEN

chez *Ascaris megalocephala*. La zone médullaire est représentée par un large territoire cytoplasmique, clair et finement granuleux, traversé par les irradiations astériennes qui viennent s'insérer à la périphérie du centrosome. Celui-ci ne peut donc être considéré comme le corpuscule central de VAN BENEDEN plus la zone médullaire de la sphère attractive. Nous pensons plutôt qu'il est l'homologue du corpuscule central de VAN BENEDEN, dans lequel il existe un ou deux granules plus petits, les centrioles, qui avaient échappé aux recherches de ce biologiste, à une époque ou la coloration par l'hématoxyline ferrique était encore inconnue.

Nous ne pensons donc pas que le centrosome doive être considéré comme toute la zone médullaire ou centrosphère. Mais nous ne croyons pas qu'il soit formé par une substance spéciale; nous admettons plutôt que le centrosome est constitué par une partie de la substance de cette centrosphère qui, sous l'action des forces déployées au niveau des centres cinétiques pendant la cytodiérèse, se condense, se précipite pour ainsi dire, autour des centrioles. Suivant l'intensité de ces actions, suivant aussi la structure et l'abondance du cytoplasme des cellules en cytodiérèse, il peut se constituer des centres cinétiques diversement structurés. Remarquons, en effet, que les centres cinétiques sont à peine représentés dans les cellules pauvres en cytoplasme, et qu'ils sont au contraire le plus développés dans les cellules riches en cytoplasme, comme les ovocytes et certains spermatocytes. C'est presque toujours au milieu de ces centres cinétiques puissants qu'on trouve des centrosomes bien différenciés. Ceux-ci, d'après nous, n'ont pas la signification d'organes particuliers; ce sont des formations qui se développent à l'occasion du travail mécanique de la cytodiérèse et qui ont la même signification que la zone médullaire ou la zone corticale de la sphère attractive. Ce sont des *formations endocinétiques*, suivant l'expression de EISMOND.

La contingence du centrosome peut être démontrée par l'observation dans les objets auxquels nous nous sommes adressés. L'étude de cet organe cellulaire pendant les périodes d'activité et de repos cytodiérétique, et pendant la spermiogénèse, nous fournit cette démonstration. Pendant la première cytodiérèse spermatocytaire, les dimensions du centrosome, très réduites au début de la prophase, augmentent progressivement pendant la métaphase et l'anaphase; il en est de même pour la zone médullaire de la sphère attractive

qui le renferme (phase diastolique de la sphère attractive de His). Les centrioles, au contraire, conservent à peu de chose près le même aspect et la même taille. Puis, à la fin de la métaphase, l'aster et la sphère attractive disparaissent peu à peu. Les rayons astériens s'effacent les premiers, la zone médullaire s'étend de plus en plus, devient moins claire et moins finement granuleuse, la zone corticale s'estompe progressivement et la sphère tout entière perd sa configuration spéciale; la région qu'elle occupait finit par ne plus se distinguer du cytoplasme ambiant. Le centrosome persiste plus longtemps, puis il perd ses contours arrondis; ses bords





Fig. 2

Fig. 2. — Spermatocytes de second ordre. Même fixation et même coloration. Début de l'écartement des centres cinétiques ; chaque centrosome renferme deux centrioles punctiformes et accolés l'un contre l'autre. Un fuseau protoplasmique primaire s'est développé entre les centres cinétiques dès le début de leur écartement. × 1500.

deviennent irréguliers et la substance qui le constitue semble se dissoudre peu à peu dans le cytoplasma. Les deux centrioles seuls persistent en ses lieu et place. Ils s'écartent ensuite l'un de l'autre, chacun d'eux se dédouble à nouveau et s'entoure bientôt d'un nouvel aster, d'une nouvelle sphère et d'un nouveau centrosome.

L'étude des centres cinétiques pendant la spermiogenèse démontre également la nature contingente du centrosome. La deuxième division de maturation livre à la spermatide un centrosome avec ses deux centrioles; le centrosome disparaît dès les premières méta-

morphoses de la spermatide en spermie; seuls les centrioles subsistent et viennent se localiser entre le filament axile qui s'est développé sur le centriole distal et l'extrémité postérieure de la tête spermatique. Cette observation a déjà été faite par Meves (1902) chez *Lithobius* et nous avons pu la vérifier dans le même objet et en plus chez le Géophile, ainsi que nous l'avons signalé dans une note antérieure (1903).

Ces observations montrent donc que *les centrioles seuls sont les éléments à propos desquels se pose la question de la spécificité et de la permanence du centrosome, que le centrosome n'est pas formé d'une substance spécifique, mais qu'il doit être rattaché à la sphère attractive dont il constitue la zone la plus interne et la plus condensée, que le centrosome est un organe transitoire et contingent, édifié à l'occasion du travail cytodiérétique et qui disparaît le plus souvent quand ce travail s'est effectué*. Nous ajouterons que le centrosome n'existe pas dans toutes les cellules, tandis que les centrioles sont toujours ou presque toujours représentés, tout au moins pendant l'activité cytodiérétique. De plus, les doubles granules qu'on observe dans beaucoup de cellules tissulaires doivent être considérés comme des centrioles, puisque nous voyons la substance centrosomienne, quand elle existe, disparaître pendant la phase de repos cellulaire. (en confirmation de Meves contre l'interprétation de Boveri).

II. La figure achromatique de la cytodiérèse. — Nous avons vu que le centrosome disparaît pendant la télophase de la première division de maturation. Les deux centrioles seuls demeurent à la place du centrosome, puis s'écartent assez rapidement l'un de l'autre dans le cytoplasme des spermatocytes de second ordre. La direction qu'ils suivent dans leur écartement est assez constante et assez atypique chez le Géophile. La ligne qui les réunit, tout d'abord parallèle à la face interne de la membrane cellulaire, se dirige ensuite obliquement à cette même membrane et forme avec elle un angle voisin de 45° (fig. 2). Elle forme également un angle de 45° avec l'axe de la première division de maturation, axe dont la direction nous est indiquée par celle du résidu fusorial qui persiste longtemps, avec son corpuscule intermédiaire, entre les deux cellules filles.

Un petit fuseau s'édifie entre les centrioles dès le début de cet écartement. Il est tout d'abord constitué par un pont protoplasmatique réfringent, dont les bords sont nettement indiqués. Il rappelle

l'ébauche du fuseau central décrite, entre autres, par F. Hermann et par Meves dans les prophases des mitoses chez *Salamandra maculosa*. D'où provient cette minuscule ébauche fusoriale? Dans certains cas, le centrosome n'était pas complètement disparu après la télophase des spermatocytes de premier ordre; nous avons pu croire alors que sa substance s'étendait entre les centrioles et servait à la constitution de l'ébauche fusoriale. Celle-ci représenterait donc, suivant l'expression de M. Heidenhain, une *centrodesmose* d'origine centrosomienne. De semblables observations ont d'ailleurs été réalisées dans d'autres objets. Mac Farland (1897) a constaté, chez *Diaulula sandigiensis*, que le fuseau est d'origine centrosomienne dans la deuxième division de maturation. Lillie (1898) admet aussi que le fuseau central de la deuxième division de maturation provient chez l'*Unio* de la transformation de la centrosphère (= centrosome). Mais, comme nous l'avons fait remarquer plus haut, le centrosome disparaît en général avant l'écartement des deux centrioles; il est donc nécessaire d'admettre, dans ces conditions, la différenciation de l'ébauche fusoriale aux dépens du cytoplasma.

Cette ébauche augmente de volume au fur et à mesure que les centrioles s'écartent l'un de l'autre. Tout d'abord étroite et sans structure, elle devient peu à peu très ventrue et striée longitudinalement. De fins filaments se différencient dans sa substance et relient l'un à l'autre les deux centrioles. En même temps, de minces irradiations astériennes se développent dans le cytoplasma. D'abord peu nombreuses et peu puissantes, elles augmentent progressivement de nombre, de volume et de dimensions. Une zone claire et finement granuleuse se reconstitue au niveau de leur point de convergence; c'est la nouvelle sphère attractive. Pendant ce temps, le centriole s'est dédoublé en deux granules qui restent accolés et qui sont difficiles à distinguer l'un de l'autre (fig. 2). Une masse compacte et achromatique se différencie à nouveau autour des centrioles. Elle possède une forme arrondie et présente les réactions des amas cytoplasmiques condensés : c'est le nouveau centrosome.

Les centres cinétiques continuent à s'écarter l'un de l'autre suivant leur direction initiale. Le fuseau central se renfle progressivement en son milieu; ses fibrilles deviennent plus puissantes et augmentent de nombre. Quand les centres cinétiques se trouvent séparés par une distance relativement considérable, ces fibrilles s'amincissent au niveau de leur région équatoriale, puis s'effacent et disparaissent

peu à peu (fig. 3 A). Les extrémités fusoriales persistent et leurs fibrilles se confondent avec celles des asters. L'écartement des centres cinétiques continue jusqu'à ce qu'ils soient venus se placer au niveau des deux pôles opposés du noyau (fig. 3 B). Ce premier fuseau cytodiérétique disparaît donc dès la prophase de la cytodiérèse : C'est un *fuseau primaire*, d'origine cytoplasmatique et transitoire. Il ne nous a pas paru constant.

Nous rappellerons ici que de semblables fuseaux transitoires ont été signalés par un certain nombre d'auteurs, comme Henneguy, Korschelt, Moore, Montgomery et nous même. D'après Henneguy (1891), il se constitue un petit fuseau dès le début du dédouble-

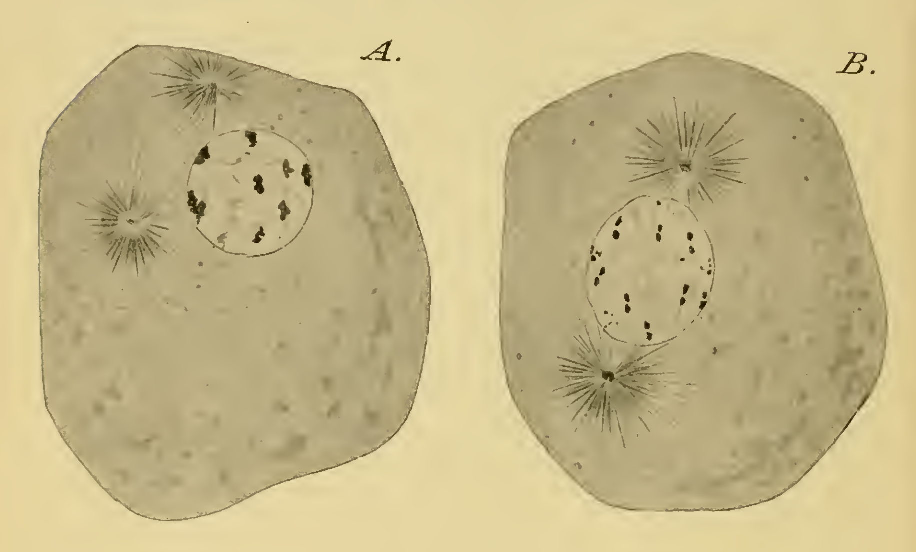


Fig. 3

Fig. 3. — Spermatocytes de second ordre. Même fixation et même coloration.— *A*. Disparition des fibrilles du fuseau protoplasmique primaire au niveau de la région équatoriale de ce fuseau. Les fibrilles polaires persistent seules et se confondent avec celles des asters. — *B*. Le fuseau primaire a disparu; les centres cinétiques sont localisés au niveau des pôles opposés du noyau. × 1500.

ment des centres cinétiques dans les divisions des blastomères de la Truite. Ce petit fuseau primaire sera remplacé ultérieurement par un fuseau secondaire définitif; celui-ci s'édifie aux dépens des deux régions astériennes opposées au noyau, quand les centres cinétiques ont gagné leur situation polaire. Le fuseau primaire a donc dans cet objet une origine centrodesmotique; le fuseau secondaire, véritable fuseau cytodiérétique, a une origine astérienne.

Il existe également un fuseau primaire dans les prophases des divisions de maturation, chez *Ophryotrocha puerilis* (KORSCHELT 1895). Ce fuseau s'étend entre les centres cinétiques tant que ces centres ne sont pas trop écartés l'un de l'autre. Il se rompt ensuite et disparaît quand l'écartement des centres s'accentue; ceux-ci perdent alors les relations fibrillaires qu'ils possédaient l'un avec l'autre. Le fuseau définitif s'édifie aux dépens de la charpente achromatique du noyau.

Un semblable fuseau primaire a été signalé dans les cellules sexuelles des Elasmobranches par J.-S. MOORE (1895). Une courte différenciation fibrillaire se constitue entre les centrosomes aux dépens des enveloppes archoplasmatiques des corpuscules centraux.



Fig. 4

Fig. 4. — Spermatocytes de second ordre; même fixation et même coloration. Fin de la prophase et métaphase. Le fuseau secondaire s'édifie aux dépens de la charpente linienne du noyau. × 1500.

Elle s'édifie à la manière d'un fuseau central et disparaît ensuite pour être remplacée par un fuseau d'origine nucléaire.

MONTGOMERY (1898) a signalé enfin dans les mitoses des cellules séminales de *Pentatoma* deux sortes de fuseaux qui se comportent différemment chez les divers représentants de la lignée spermatogénétique. Le premier fuseau se différencie entre les corpuscules centraux lors des prophases de la mitose. Il persiste chez les spermatogonies comme fuseau caryodiérétique définitif. Il disparaît au contraire dans les spermatocytes, et se trouve remplacé par un fuseau non-

seau qui se différencie aux dépens de la charpente lininienne du noyau. Le premier fuseau est d'origine protoplasmique, centrodesmotique; le second est d'origine nucléaire.

Nous-même (1902) avons observé chez un autre Myriapode, la Lithobie, l'existence d'un fuseau primaire, transitoire et d'origine cytoplasmique, auquel fait suite un fuseau caryodiérétique d'origine lininienne et un fuseau tertiaire ou de séparation. Nous avons également signalé, dans une note préliminaire (1903), l'existence de formations fusoriales successives dans les mitoses spermatocytaires du *Geophilus linearis*.

Le *Geophilus linearis* nous permet donc de faire une observation analogue à celle des auteurs précédents. Nous savons déjà qu'il se forme chez lui un fuseau primaire et transitoire. Nous allons voir qu'à cette première différenciation fusoriale font suite deux nouvelles différenciations filamenteuses cytodiérétiques : 1° un fuseau secondaire, d'origine nucléaire ; 2° un fuseau intercellulaire de séparation, qui prend l'aspect d'un résidu fusorial.

Le fuseau secondaire s'édifie quand les centres cinétiques sont parvenus à leur situation polaire (fig. 4). Il se constitue aux dépens de la charpente du noyau. Celui-ci s'allonge tout d'abord parallèlement à l'axe cellulaire, les mailles du réseau lininien s'étendent dans le sens longitudinal, les anastomoses transversales se rompent, les fibres lininiennes se régularisent de plus en plus, s'allongent, s'incurvent les unes vers les autres et finissent par former un fuseau régulier, allongé et étroit, terminé en pointe au niveau de ses extrémités. Les chromosomes s'ordonnent au niveau de l'équateur de ce fuseau sous la forme d'une plaque fusoriale. Ils se segmentent transversalement à cettte période de la mitose : cette deuxième division de maturation est donc réductionnelle dans le sens de WEISMANN, comme les deuxièmes divisions de maturation observées dans un grand nombre d'objets par beaucoup d'auteurs (HÄCKER, RÜCKERT, VOM RATH, VAN DER STRICHT, BOLLES LEE, ANCEL, etc...). Les extrémités de ces fuseaux secondaires restent indépendants des centres cinétiques ; il est certain que le fait est moins facile à observer que dans les cellules séminales du *Lithobius forficatus*, mais il n'en existe pas moins, aussi bien dans la première que dans la seconde mitose de maturation, comme nous l'avons déjà signalé, M. COLLIN et nous, dans un travail antérieur.

Ce fuseau secondaire est non seulement indépendant des centres

cinétiques, mais aussi de toute la figure astérienne. Les fibres astériennes sont toujours situées à une certaine distance de ce fuseau ; nous ne les avons jamais vues, non seulement s'insérer sur les chromosomes, mais même appocher ces derniers ; elles divergent à partir des centrosomes, irradient dans le cytoplasma et s'écartent des fibres fusoriales et du territoire cytoplasmique qui enveloppe ces dernières. On constate donc ici un fait semblable à celui que Carnoy et Lebrun (1897-1898) ont signalé dans les mitoses de maturation chez les Batraciens ; dans notre cas, les fibres astériennes n'approchent pas les chromosomes, ne s'insèrent pas sur eux à plus forte raison, et ne peuvent exercer aucune traction susceptible d'expliquer le phénomène de l'ascension polaire. Nous avons déjà indiqué cette particularité à propos des mitoses de la maturation chez la Lithobie (1901). Les irradiations astériennes disparaissent de bonne heure dans cet objet, après avoir été abondamment représentées pendant la prophase de la mitose ; elles s'effacent le plus souvent pendant la métaphase ou pendant l'ascension polaire. On ne constate donc jamais l'existence, dans ces divisions, de fibres palléales ou fibres du manteau ou fibres de traction. Le véritable fuseau caryodiérétique est constitué par une seule sorte de fibres, d'origine nucléaire dans toute leur étendue, qui ne présentent de rapport, ni immédiat ni médiat, avec aucune autre différenciation filamenteuse d'origine cytoplasmique. Il résulte de cette disposition que l'ascension polaire des chromosomes ne peut être expliquée par aucune des théories dites « des filaments contractiles ». Elle s'expliquerait mieux par les théories qui admettent qu'il existe au niveau des deux pôles mitotiques un déploiement de forces à double polarité ; ces pôles seraient comparables à deux champs magnétiques. Mais, si l'on admet l'existence de ces champs magnétiques, pourquoi les fibres fusoriales se disposent-elles en pointe au niveau de leurs extrémités, chez la Lithobie, et ne se dirigent-elles pas vers les corpuscules centraux ? Pourquoi, d'autre part, les irradiations astériennes, qui doivent être considérées comme des lignes de forces émanées de ces centres, s'effacent-elles très tôt chez la Lithobie, et précisément à la période mitotique où l'action des centres cinétiques devrait s'exercer avec le plus de puissance afin de déterminer le mouvement des chromosomes vers leurs pôles respectifs ? Il est certain que nos théories cytomécaniques sont insuffisantes, d'autant plus que les schémas explicatifs de la

cytodiérèse ne sont pas toujours construits d'après une observation assez rigoureuse des différentes manières d'être de la figure cytodiérétique.

Les fibres constitutives du fuseau secondaire deviennent peu à peu parallèles les unes aux autres pendant l'ascension polaire ; les chromosomes parviennent jusqu'à leurs extrémités et reforment à ce niveau deux amas mûriformes qui ne tardent pas à se transformer en noyaux vésiculeux et clairs. Ce sont les noyaux des spermatides. Puis ces fibres fusoriales deviennent rapidement indistinctes (fig. 5.). Il se passe ensuite, chez *Geophilus*, un processus semblable à celui que nous avons décrit chez la Lithobie. On voit apparaître dans le cytoplasme du sperma-



Fig. 5

Fig. 5. — Spermatocytes de second ordre. Même fixation et même coloration. Anaphase. En *A* l'ascension polaire est terminée et les fibres constitutives du fuseau secondaire sont encore visibles ; en *B*, ces fibres sont presque totalement effacées entre les deux plaques polaires de chromosomes. × 1500

tocyte de très fins filaments qui tout d'abord prennent une forme ondulée et irrégulière, puis se régularisent peu à peu. Ils paraissent former dans leur ensemble une sorte de palissade qui occupe toute la région équatoriale de la cellule.

Ces filaments s'étendent jusqu'à la face interne de la membrane cellulaire. Celle-ci s'invagine bientôt, resserre tous ces filaments les uns contre les autres, les ramène peu à peu vers l'axe de la cellule, les étrangle de plus en plus et donne à leur ensemble la

forme d'une gerbe liée en son milieu. Des épaississements chromatophiles, tout d'abord allongés, ensuite nodulaires se différencient sur les plus externes parmi ces filaments (fig. 6). Ces nodules chromatophiles peuvent ou se souder en un anneau chromatique, ou demeurer isolés les uns des autres, dessinant ainsi un petit cercle ponctué situé dans l'épaisseur de la fine membrane qui isole l'une de l'autre les deux cellules-filles. Carnoy et Lebrun ont décrit dans différents objets (*Ascaris*, *Triton*) un semblable processus; ils ont donné à cette formation nouvelle qui s'élabore avant l'individualisation des cellules-filles le nom de *fuseau de séparation*. Nous lui conserverons ce terme, bien qu'il ne s'agisse pas ici d'une formation



Fig. 6

Fig. 6. — Spermatocyte de second ordre et jeunes spermatides. Même fixation et même coloration. En *A*, Différenciation de fibrilles protoplasmiques au niveau de l'équateur de la cellule-mère pendant la télophase (première différenciation du fuseau tertiaire). En *B*, étranglement de ces fibrilles protoplasmiques en un faisceau en forme de gerbe par l'invagination équatoriale de la membrane cellulaire. Épaississements chromatophiles périphériques. Fuseau tertiaire ou de séparation. × 1500.

fusoriale; il est certain que la figure qui prend naissance de la manière sus-indiquée ressemble en tous points aux résidus fusoriaux décrits dans la plupart des mitoses; mais il ne s'agit pas ici de résidu fusorial : le fuseau cytodiérétique d'origine nucléaire qui préside à l'évolution des chromosomes pendant l'anaphase ne prend aucune part à son édification. C'est une formation nouvelle, qui

s'édifie de toutes pièces lors de la télophase et d'une manière indépendante des différenciations filamenteuses antérieures.

Conclusions

I. — 1° Le centrosome est constitué, dans les cellules sexuelles mâles de certains Myriapodes, par une masse arrondie qui présente les réactions du cytoplasme et qui renferme deux centrioles. Il répond au centrosome de Boveri ou au corpuscule central de van Beneden. Il n'est pas constitué par la zone médullaire de la sphère attractive qui est largement représentée autour de lui.

2°) Le centrosome est un organe non permanent. Il n'est pas permanent puisqu'il peut s'effacer pendant la période de repos cellulaire pour se reconstituer à nouveau pendant la phase d'activité mitotique. Il n'est pas formé d'une substance spécifique, mais doit être rattaché à la sphère attractive dont il constitue la zone la plus interne et la plus condensée.

3°) La question de constance et de permanence se pose seulement à propos des centrioles; ceux-ci persistent pendant les intervalles de repos cellulaire et contribuent seuls, dans les spermatides, et à l'exclusion du centrosome, à la constitution de la pièce intermédiaire du zoosperme.

4°) Les doubles grains observables dans beaucoup de cellules tissulaires et communément désignés sous le nom de centrosomes, ne représentent pas des centrosomes, mais des centrioles.

II. — La figure achromatique de la cytodiérèse, chez *Geophilus linearis*, est constituée :

1° Par un fuseau primaire, qui se différencie entre les centrosomes pendant la plus grande partie de la prophase. Il ne paraît pas constant et disparaît avant la fin de la prophase.

2° Par un fuseau secondaire, d'origine nucléaire. Il se constitue en effet aux dépens du réticulum achromatique lininien. C'est le véritable fuseau caryodiérétique; ses extrémités sont indépendantes des centrosomes et des sphères (comme chez *Lithobius forficatus*). Il disparaît après l'anaphase.

3° Par un fuseau tertiaire. Celui-ci s'édifie pendant la télophase aux dépens de fibrilles cytoplasmiques différenciées au niveau de la zone équatoriale de la cellule-mère. Ces fibrilles sont étranglées par l'invagination de la membrane cellulaire et rassemblées en une formation en forme de gerbe (fuseau de séparation) qui persiste

longtemps entre les cellules-filles et qui présente en son milieu un corps intermédiaire annulaire.

4°) Par un aster dont les fibres constitutives n'offrent aucune connexion avec les chromosomes. Il n'existe pas, dans les mitoses de maturation du Geophile, de couche palléale du fuseau permettant, par la rétraction de ses fibres constitutives, d'expliquer le phénomène de l'ascension polaire.

5°) Le fuseau secondaire disparaît à la fin de l'anaphase, et il ne subsiste entre les deux plaques chromatiques polaires qu'une masse protoplasmique granuleuse ; on ne constate donc pas, dans ces mitoses, l'existence de *fibres d'union* entre les chromosomes après leur mouvement vers les pôles.

AUTEURS CITÉS

1901. Bouin (P.). Sur le fuseau, le résidu fusorial et le corpuscule intermédiaire dans les cellules séminales de *Lithobius forficatus*. (*Comptes rendus de l'Association des Anatomistes*. 3e session. *Lyon*).

1902. Bouin (P.). Résidus fusoriaux et fuseaux de séparation. (*Archives de zoologie expér. et gén. Notes et Revues*, N° 7).

1903. Bouin (P.). Centrosomes et centrioles. (*Comptes rendus des séances de la Soc. de Biologie*. T. LV).

1903. Bouin (P. et M.). Formation fusoriales successives dans les mitoses spermatocytaires du *Geophilus linearis*. (*Comptes rendus des séances de la Société de Biologie*. T. LVI).

1901. Boveri (Th.) Zellen-Studien. H. 4. Ueber die Natur der Centrosomen. (*Jen. Zeitsch. f. Naturw.* B. XXXV).

1897. Carnoy et Lebrun. La cytodiérèse de l'œuf. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. (*La Cellule*. T. 12, Fasc. 2).

1898. Carnoy et Lebrun. La cytodiérèse de l'œuf. Les Urodèles. Second mémoire. Axolotls et Tritons. (*La Cellule*. T. 14. Fasc. 1).

1891. Henneguy (F.). Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. (*Journ. de l'Anat. et de la Physiol*. T. 27).

1895. Korschelt (E.) Ueber Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd 60).

1898. Lillie (F. R.). Centrosome and sphaere in the egg of Unio (*Zool. Bull.* Vol. 1).

1897. Mac Farland (F.-M.) Celluläre Studien an Mollusken-Eiern. (*Zool. Jahr. Abth. Anat. u Ont.* B. 10).

1902. Meves (Fr.). Ueber die Frage, ob die Centrosomen Boveri's als allgemeine und dauernde Zellorgane aufzufassen sind. (*Verhandl. anat. Gesellsch. Halle*).

1898. MONTGOMERY jr. et H. THOS. The spermatogenesis in Pentatoma up to the formation of the Spermatid. (*Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog.* B. XII).

1895. MOORE (J. E.S.). On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of Elasmobranchs. (*Quart. Journ. of microsc. Sc.* V. 38).

1883. VAN BENEDEN (E.). Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation, etc... (*Arch. de Biol.* T. IV).

1898. VAN DER STRICHT (O.). La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'œuf de *Thysanozoon*. (*Arch. de Biol.* T. XV).

Paru le 30 Avril 1904.

Les directeurs :

G. PRUVOT et E.-G. RACOVITZA.

Le gérant : CHARLES SCHLEICHER.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail. Paris (6e) — Téléphone : 704-75

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT ET E. G. RACOVITZA

Chargé de Cours à la Sorbonne Directeur du Laboratoire Arago — Docteur ès sciences Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e SÉRIE, T. II. NOTES ET REVUE 1904. N° 6

XV

LES REINS LABIAUX DES THYSANOURES

ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE

(Note préliminaire)

par L. Bruntz

Chargé de cours à l'Ecole supérieure de Pharmacie de Nancy

On sait que les Thysanoures présentent des organes excréteurs variés (Bruntz 1903). Outre les *tubes de Malpighi* connus depuis longtemps, il existe encore des cellules excrétrices closes ou *néphrocytes à carminate* et des *reins* débouchant à l'extérieur ; ceux-ci sont situés dans la région céphalique et jusqu'alors avaient été considérés comme des glandes salivaires.

Dans mon travail d'ensemble sur l'excrétion chez les Arthropodes, j'ai seulement indiqué la signification rénale de ces derniers organes; depuis j'ai repris leur étude en m'adressant à quelques

espèces faciles à se procurer et constituant un bon matériel d'étude au double point de vue anatomique et physiologique. Ce sont :

Lepisma saccharina L. (Toul) ;

Machilis polypoda L. (Nancy) ;

Machilis maritima Leach (Roscoff).

La description qui va suivre se rapporte plus spécialement à *Machilis maritima* ; elle est due à l'étude de coupes et de reconstitutions.

Les reins des Thysanoures sont au nombre de deux, disposés

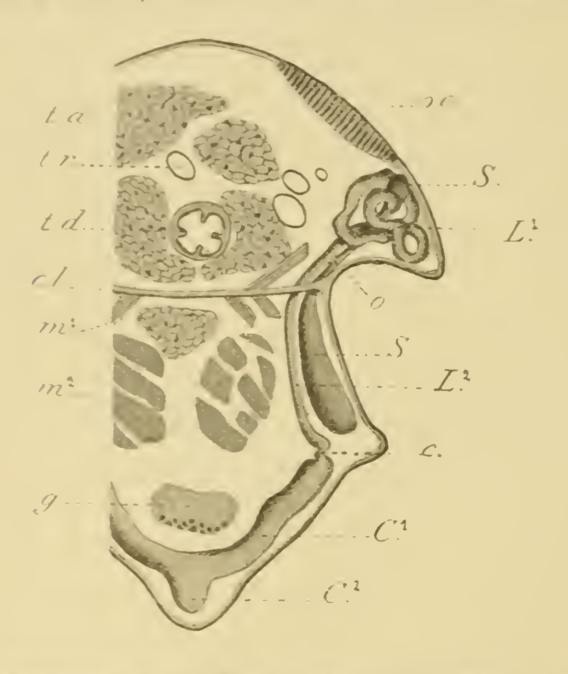


Figure schématique montrant le rein labial droit de *Machilis maritima*. Le rein est représenté en relief et mis en place sur une coupe épaisse et transversale de la tête × [illegible].

S, saccule ; L^1, L^2, parties pelotonnée et droite du labyrinthe ; C^1, canal excréteur du rein gauche ; C^2, canal excréteur commun aux deux reins ; *c*, coude décrit par le labyrinthe ; *cl*, cloison chitineuse ; *g*, ganglions sous-œsophagiens ; m^1, m^2, faisceaux musculaires coupés, les premiers longitudinalement, les seconds transversalement ; *o*, communication entre le saccule et le labyrinthe ; *œ*, base de l'œil droit ; *ta*, tissu adipeux ; *td*, tube digestif ; *tr*, trachée.

symétriquement à la partie postérieure et sur les côtés de la tête. Comme tous les reins d'Arthropodes, le rein labial des Thysanoures est constitué par deux parties essentielles communiquant l'une avec l'autre : 1° un *saccule*, 2° un *labyrinthe* et par une partie acces-

soire faisant suite au labyrinthe et constituant un *canal excréteur*. Sur la ligne médio-ventrale les canaux excréteurs des deux reins se réunissent pour former un conduit unique débouchant au dehors sur la lèvre inférieure; c'est pour cette raison que j'ai attribué à ces organes le nom de *reins labiaux*.

Saccule.

Le saccule (*S*) a la forme d'une longue poire aplatie latéralement dont le col serait très allongé et rétréci. Le saccule est courbe, situé obliquement dans la tête et s'étend de la face dorsale à la face ventrale.

Histologiquement, il est constitué par un épithélium plat dont les cellules ont un gros noyau ovoïde très riche en granulations de chromatine. Le cytoplasme est granuleux, renferme souvent un produit jaunâtre et réfringent; manifestement ces cellules présentent des phénomènes de sécrétion.

Labyrinthe

Le labyrinthe (L^1 et L^2) peut être anatomiquement divisé en deux parties : une partie pelotonnée (L^1) et une partie droite (L^2). La première s'enroule autour du col de la poire, pour reprendre la comparaison précédente. C'est sur le côté interne du col, peut-être même un peu ventralement que se trouve l'orifice (*o*) de communication entre le saccule et le tube du labyrinthe. La partie contournée (L^1), qui représente fort probablement un très long cul-de-sac, est tout entière située dans la moitié dorsale de la tête. Le tube droit, au contraire, descend vers la région ventrale en se rapprochant d'abord du plan médian, et passe ainsi que le saccule sous la cloison chitineuse (*cl*) de la tête. Puis le labyrinthe fait un coude à angle obtus qui lui fait gagner les côtés de la tête; il les suit inférieurement jusqu'à ce qu'il rencontre un faisceau musculaire s'insérant d'une part à la base de la lèvre inférieure, d'autre part sur la cloison chitineuse dont j'ai parlé. A ce niveau commence le canal excréteur.

La structure histologique du labyrinthe est simple. Sur une membrane basale repose l'épithélium sécréteur qui paraît être un syncytium. Dans la région basale le cytoplasme est granuleux et strié dans le sens de la hauteur. Dans la région bordant la lumière, l'épithélium a souvent une limite indécise, indice d'une sécrétion

active. Le cytoplasme y est vacuolaire et moins granuleux qu'à la base, c'est dans cette zone qu'on rencontre de nombreux noyaux de forme et de dimension variables.

Canal excréteur.

Le canal excréteur (C^1 et C^2) fait suite au labyrinthe et s'en différencie facilement par son grand diamètre. Il décrit un coude (*c*) en passant sous le faisceau musculaire dont j'ai parlé plus haut et en suivant intérieurement les téguments de la tête il gagne la ligne médio-ventrale où il se réunit au canal de l'autre rein. Le canal unique (C^2) ainsi formé, remonte sous les téguments de la face ventrale de la tête et se trouve alors situé entre eux et les ganglions sous-œsophagiens (*g*); il débouche à la base de la lèvre inférieure par un large orifice situé entre la lèvre inférieure proprement dite et la pièce accessoire appelée ligule par Oudemans.

Le canal excréteur est constitué par un épithélium très haut reposant sur une membrane basale. Les limites cellulaires sont invisibles, le cytoplasme fibrillaire se condense pour former des mailles serrées du côté de la base d'insertion. Du côté de la lumière, l'épithélium est recouvert par une très mince cuticule qui se continue avec celle des téguments. Les noyaux sont gros, sphériques ou ovoïdes, situés du côté de la lumière, immédiatement sous la cuticule.

Physiologie.

La méthode des injections physiologiques m'a montré que les organes que je viens de décrire succinctement sont des organes excréteurs. Comme tous les reins d'Arthropodes, ceux des Thysanoures possèdent deux régions excrétrices se comportant d'une façon différente vis-à-vis des réactifs colorés.

L'épithélium du saccule élimine le carminate d'ammoniaque injecté dans le cœlome, le labyrinthe, au contraire, élimine le carmin d'indigo. Ces deux réactifs se retrouvent sur des préparations histologiques, le premier sous forme de granulations rougeâtres disséminées dans le cytoplasme, le second dans la lumière du labyrinthe; de plus, dans ce dernier on trouve quelquefois un coagulum rose qui provient sans aucun doute des produits éliminés par le saccule après injection de carminate.

HISTORIQUE

Bien des auteurs ont signalé avant moi les organes que je viens de décrire, entre autres : NASSONOW (1886), OUDEMANS (1887), GRASSI (1889) BECKER (1898), WILLEM (1900) etc.

Leurs descriptions ne mentionnent que le labyrinthe et le canal excréteur; le saccule ne paraît pas avoir été aperçu. D'un commun accord les auteurs ont interprété ces organes comme glandes salivaires, évidemment à cause de leur situation. L'emploi des injections physiologiques montrent l'analogie parfaite existant entre les reins labiaux des Thysanoures et les reins bien connus des Crustacés par exemple. Je ne doute pas que les premiers ne possèdent la même valeur excrétrice que les seconds.

Nancy, le 22 Février 1904.

XVI

HETEROCLATHRIA HALLEZI
TYPE D'UN GENRE NOUVEAU D'ECTYONINES

par E. TOPSENT
Chargé de Cours à l'École de Médecine de Rennes.

On connaît parmi les *Ectyoninæ* du groupe des *Clathria* un certain nombre d'Éponges pourvues de mégasclères diactinaux. Elles appartiennent aux trois genres suivants :

1° Le genre *Ectyonopsis* Carter 1883, avec une seule espèce, *E. ramosa* Cart. Voisin du genre *Agelas* Duch et Mich., il en diffère en ce que ses fibres cornées, hérissées aussi de spicules *monactinaux épineux*, disposés en groupes, renferment dans leur intérieur des spicules *diactinaux* (strongyles) *de même ornementation* ;

2° Le genre *Echinodictyum* Ridley 1881, assez riche en représentants. Le squelette réticulé est formé de fibres spiculeuses à spongine peu développée mais contenant de nombreux mégasclères *diactinaux lisses* en faisceaux serrés. Des *acanthostyles* hérissent ces fibres. Elles possèdent, en outre, quelquefois des styles lisses, grêles, épars, partiellement en saillie ;

3° Enfin, le genre *Echinochalina* Thiele, de création toute récente (1903), auquel son auteur rapporte : *E. australiensis* (Ridl.),

E. glabra (Ridl. et D.) et *E. digitata* (Lend.). Il ne se distingue du genre *Echinodictyum* qu'en ce que les spicules qui hérissent les fibres sont des *styles lisses*, les *Echinochalina* étant, en somme, aux *Echinodictyum* ce que les *Ophlitaspongia* sont aux *Clathria*.

Ces Éponges paraissent être généralement privées de microsclères.

Lendenfeld a voulu créer, en 1888, le genre *Kalykenteron*. La diagnose originale s'applique seulement à *K. elegans* Lend. Les fibres, remplies d'oxes serrés, seraient ici hérissées de *strongyles épineux*. Mais, de moitié plus minces à un bout qu'à l'autre, ces prétendus strongyles ne peuvent guère être considérés que comme des acanthostyles abrégés, et le genre *Kalykenteron* se fond dans le genre *Echinodictyum*.

Il existe au Musée de la Faculté des Sciences de Lille une Éponge qui me paraît de nature à servir de type à un genre nouveau. Pourvue à la fois de mégasclères monactinaux à base seule épineuse et de mégasclères diactinaux épineux aux deux bouts, dérivés les uns des autres et sensiblement de même taille, elle offre cette singularité de localiser assez régulièrement les premiers de ces spicules dans les fibres primaires de sa charpente et les seconds dans les fibres secondaires. Des microsclères existent, abondants, sous forme de toxes et d'isochèles. Les affinités sont avec les *Clathria*, mais on ne distingue pas ici de spicules d'une catégorie spéciale, chargés de hérisser les fibres : ce sont des mégasclères monactinaux des fibres primaires qui, se dressant obliquement, de loin en loin, remplissent aussi ce rôle accessoire.

L'Éponge, de provenance malheureusement inconnue, à laquelle je donne le nom de *Heteroclathria Hallezi*, en hommage à M. le professeur P. Hallez qui a bien voulu me la communiquer, est conservée à l'état sec et n'a pour toute coloration que cette teinte gris jaunâtre commune à tant d'autres espèces après dessiccation. Comme beaucoup d'Ectyonines du même groupe, elle est dressée, rameuse (fig. 1).

D'une base mince et peu étendue, qui semble s'être moulée sur les contours d'un Polypier, s'élèvent à quelque distance les unes des autres cinq longues branches subcylindriques, peu ramifiées, à rameaux faiblement divergents. L'ensemble atteint une hauteur de 19 centimètres. L'épaisseur des branches varie entre 4 et 9 millimètres. Solides en bas, inélastiques mais assez fragiles vers le

haut, à cassure fibreuse, ces branches ont presque toutes été brisées au voisinage de leur extrémité ; à en juger par celles qui demeurent intactes, elles devaient se terminer généralement en pointe obtuse. La surface, à l'abri des frottements, se couvre d'une



Fig. 1

FIG. 1. — Le spécimen type de *Heteroclathria Hallezi* ; réduction de 1/3.

hispidation courte et drue ; elle est criblée de pores très fins, uniformément répandus, et aussi d'orifices exhalants, étroits, reconnaissables pourtant à leur diamètre plus grand ($0^{mm}2$ à $0^{mm}4$), presque toujours disposés par groupes et situés pour la plupart sur une même face de chaque rameau.

La charpente se compose de fibres spiculeuses à spongine jaunâtre débordante. Elle ne constitue pas, au moins vers le sommet des rameaux, d'axe compact. Dans ces portions terminales du corps, qui, plus jeunes, laissent mieux étudier leur structure et comprendre leur mode d'accroissement, le centre des rameaux est occupé par un faisceau peu serré de fibres ascendantes. De là émanent par dichotomie répétée et à angle aigu de nombreuses fibres qui rayonnent vers la périphérie de l'organe, se dichotomisant elles-mêmes sur leur trajet, si bien que leurs divisions ultimes, très

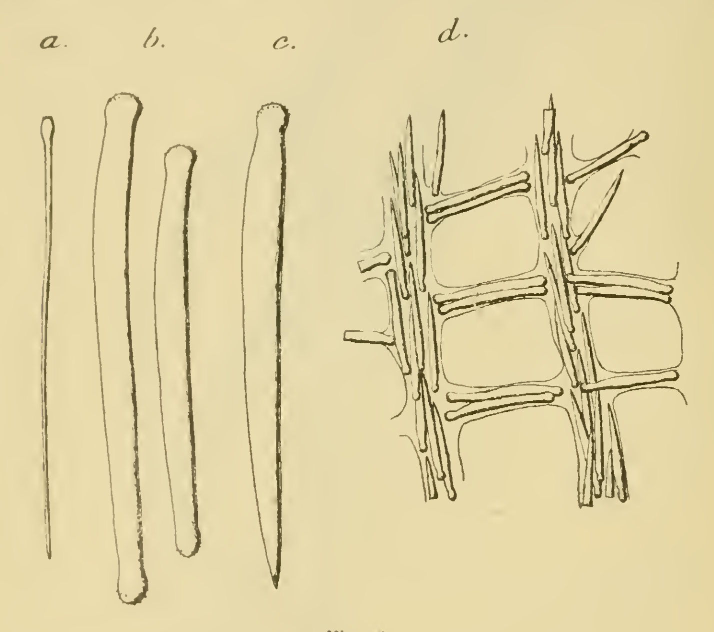


Fig. 2

Fig. 2. — Mégasclères et squelette de *Heteroclathria Hallezi*.
a. subtylostyle ; *b.* tylotes ; *c.* style. × 400.
d. portion de la charpente. × 105.

rapprochées les unes des autres, perpendiculaires à la surface et quelque peu saillantes au dehors, déterminent une hispidation dense entre les orifices aquifères. Tel est le système des fibres primaires. Ces fibres, dont le diamètre atteint, à ce niveau, 0mm08 à 0mm1, sont polyspiculées. Les spicules qu'elles contiennent sont presque uniquement des mégasclères monactinaux, constamment dirigés de telle façon que leur pointe se tourne vers le sommet ou vers l'extérieur du rameau, c'est-à-dire dans le sens de l'allonge-

ment des fibres ; par places, mais toujours en proportion restreinte, s'y observent aussi quelques mégasclères diactinaux (fig. 2 d). Des fibres secondaires, brèves puisqu'elles n'ont le plus souvent que 0mm17 de longueur, et assez grêles, car elles renferment un, deux ou, au plus, trois spicules seulement, relient entre elles transversalement, à de courts intervalles, les fibres primaires ; d'une façon constante, les spicules qui leur appartiennent sont des mégasclères diactinaux. Le trait caractéristique des Ectyonines se trouve peu accentué chez *Heteroclathria Hallezi* : les spicules hérissants de la charpente y sont, en effet, clairsemés et ne diffèrent en rien des mégasclères monactinaux propres aux fibres primaires. De loin en loin, saillants dans les mailles du réticulum, ils se reconnaissent à ce que la spongine qui les maintient en place ne les enveloppe que sur une faible partie de leur longueur. Comme pour compenser l'inefficacité de cette défense interne, les spicules, dans les terminaisons périphériques des fibres, tendent à se disposer en bouquets divergents. Des mégasclères monactinaux existent en outre qui correspondent sans doute aux spicules ectosomiques de la plupart des *Ectyoninæ*, car ils en affectent les caractères ; mais ils demeurent rares, et, en l'absence d'un revêtement ectosomique différencié, ils se trouvent seulement en rapport avec les parois des canaux aquifères les plus spacieux.

SPICULES. — I. MÉGASCLÈRES : 1. *Styles* (fig. 2 c) gros, plutôt courts, un peu courbés, à base arrondie, ornée de fines épines et surmontée d'une constriction très accusée, à tige lisse, plus épaisse que la tête et terminée en une pointe peu acérée ; longueur 0mm147-0mm178, épaisseur 0mm014. Ils soutiennent les fibres primaires exclusivement, s'y tenant juxtaposés ou un peu divergents mais toujours avec la pointe dirigée vers la surface ou vers le sommet des rameaux ; accessoirement, ils jouent aussi le rôle de spicules hérissants de la charpente. 2. *Tylotes* (fig. 2 b) à bouts subégaux nettement renflés et ornés de fines épines, à tige lisse un peu courbée, épaisse, séparée des bouts par deux constrictions bien marquées ; longueur 0mm147-0mm167 ; épaisseur 0mm013. Leurs dimensions, leur courbure, leur ornementation, tout indique que ces tylotes sont dérivés des styles précédents par complication ; les termes de passage entre les deux formes de spicules font cependant complètement défaut. Les tylotes existent seuls dans les fibres secondaires de la charpente ; il s'en rencontre aussi quelques uns,

mêlés aux styles, dans les fibres primaires. 3. *Subtylostyles* (fig. 2 *a*), à tête elliptique surmontée d'un bouquet d'épines, à tige lisse, grêle, un peu courbée à la façon de celle des autres mégasclères, à pointe obtuse ; longueur 0mm16 ; épaisseur 0mm003 à peine, au-dessus de la tête. Ces spicules, homologues des mégasclères ectosomiques des autres Ectyonines, ne sont ici produits qu'en nombre fort restreint.

II. Microsclères : 4. *Toxes*, entièrement lisses, très arqués, atteignant, au plus, 0mm07 d'envergure et 0mm0015 d'épaisseur. 5. *Isochèles* palmés, grêles, longs seulement de 0mm013. Les deux sortes de microsclères abondent dans la chair desséchée autour des fibres squelettiques.

XVII

NOTES SUR LES INFUSOIRES ENDOPARASITES

I. — Les *Astomata* représentent-ils un groupe naturel ?

par

L. Léger et O. Duboscq

Tous les auteurs semblent d'accord pour réunir aux Holotriches sous le nom d'*Opalininæ* ou *Astomata* tous les Ciliés parasites privés de bouche. Or, s'il n'est pas douteux après les recherches de Balbiani et de Schneider, que les *Anoplophrya* soient des Ciliés typiques, les véritables affinités des *Opalina* restent incertaines ; et les observations que nous venons de faire sur ces 2 genres les plus importants du groupe des *Astomata*, contribueront à mettre en relief leurs dissemblances et leur éloignement.

Nous avons étudié récemment un *Anoplophrya* parasite de l'intestin d'*Audouinia tentaculata* Mont.. Chez ce Cilié, que nous appellerons *Anoplophrya Brasili* n. sp., nous retrouvons un macronucleus axial en forme de gouttière, un micronucleus situé le long du bord droit, tandis qu'une série de vacuoles occupe le bord gauche. Le macronucleus se divise par amitose et le micronucleus selon le mode bien connu de mitose primitive, où le fuseau est entièrement intranucléaire et les centrosomes absents. Les noyaux-fils en s'écartant sont reliés par un long filament d'union qui persiste longtemps après la division comme reste fusorial séparé des noyaux. Mais le

fait le plus important est la présence, à la partie antérieure du corps, d'une dépression réniforme qui est une véritable bouche. Ce caractère démontre définitivement les étroites affinités des *Anoplophrya* avec les Ciliés typiques. Les *Hoplitophrya* bien que pourvus de crochets sont trop voisins des *Anoplophrya* pour être séparés d'eux et il en est de même du genre *Herpetophrya* d'après l'opinion même de SIEDLECKI. Tous ces genres auxquels on peut sans doute ajouter *Discophrya* et *Monodontophrya* doivent donc être groupés en une seule famille, les *Anoplophryinæ*.

Il est bien difficile de placer à côté de ces *Anoplophryinæ* les diverses Opalines. Leurs nombreux noyaux tous semblables sont chimiquement et morphologiquement différents des noyaux des Ciliés. Elles n'ont ni bouche, ni micronucleus, ni vacuoles d'excrétion d'aucune sorte. Nous verrons qu'en outre leurs modes de division sont très particuliers.

D'abord, la division du cytoplasme, étroitement liée à celle du noyau chez les *Anoplophrya*, en est complètement indépendante chez les *Opalina*. Les divisions d'*Opalina ranarum* Ehrbg, surtout celles qui précèdent l'enkystement, paraissent même échapper à toute règle tant au point de vue de leur direction que de la taille respective des produits. Elles sont longitudinales, transversales ou obliques, égales ou inégales, ces dernières parfois si accentuées que le processus a pu alors être considéré par Tönniges comme un véritable bourgeonnement.

Nous avons en outre étudié à ce point de vue une nouvelle Opaline, parasite du rectum de *Box boops* L. et qui est la première trouvée chez les Poissons. Comme les Opalines des Crapauds et de *Bombinator*, elle présente seulement un ou deux noyaux souvent en division. A cause de la disposition du karyosome en anneau équatorial au moment de la prophase, nous l'appellerons *Opalina saturnalis* n. sp. Or, chez cette Opaline qui se multiplie par division longitudinale, on observe parfois des individus sans noyau qui proviennent, croyons-nous, de divisions dans lesquelles une portion du cytoplasme s'est découpée et détachée, tandis que les noyaux restaient dans l'individu primitif.

Les processus d'enkystement chez les Opalines ne sont pas moins particuliers que les modes de division. On ne connaissait jusqu'ici chez ces Infusoires que les kystes formés par les petites Opalines résultant de la division répétée des grosses Opalines adultes, et que

nous appellerons *kystes schizogoniques exogènes*. Nous avons observé, au moins chez *Opalina ranarum*, deux autres sortes de kystes : 1° des *kystes schizogoniques endogènes* qui prennent naissance en un point quelconque, souvent central, d'une Opaline adulte. Là quelques noyaux (ordinairement de 1 à 4) subissent les mêmes phénomènes d'involution que les noyaux des Opalines s'enkystant librement. Puis, la zone protoplasmique qui les contient s'isole du corps maternel et secrète sur place une paroi kystique. Le kyste interne ainsi formé se détache alors en laissant l'Opaline mère trouée comme par une balle : 2° des *kystes de conjugaison*. Deux Opalines ressemblant à celles des kystes exogènes, s'accolent par leur extrémité antérieure après s'être longtemps frottées l'une contre l'autre en tournant, puis elles secrètent une paroi qui finalement les renferme, les deux conjugués occupant chacun un hémisphère du kyste.

Tous ces phénomènes laissent prévoir chez les Opalines une biologie complexe et assez éloignée de celle des autres Ciliés. La famille des *Opalininæ* devra donc être désormais prise dans un sens restreint et contenir seulement les diverses espèces du genre *Opalina**. L'étude n'en est pas encore assez avancée pour qu'on puisse préciser la place de cette famille dans la systématique des Infusoires. Mais, certainement, le groupe des *Astomata*, tel qu'il est actuellement défini, ne constitue pas un groupe naturel, et la ressemblance apparente de ses représentants n'est due qu'à une convergence déterminée par le parasitisme.

REVUES CRITIQUES

XVIII

QUESTIONS RELATIVES AUX CELLULES MUSCULAIRES[1]

par A. Prenant
Professeur à l'Université de Nancy

IV. — La Substance musculaire

Toute cellule musculaire comprend dans sa constitution deux éléments essentiels : les fibrilles musculaires d'une part, partie différenciée et fonctionnelle ; le protoplasma et le noyau d'autre part, partie non diffé-

* Nous croyons devoir écarter également des *Opalina*, au moins en l'état actuel de nos connaissances, les deux genres *Opalinopsis* et *Fœttingeria*, dont les noyaux ramifiés à l'état jeune sont si particuliers.

[1] Voir Notes et Revue, 1903. Nos 3, 4, 5, 6 et 7.

renciée et trophique. C'est là un postulat morphologique autant que physiologique, une nécessité de la constitution de l'élément musculaire et de sa fonction; c'est aussi un résultat de l'étude du développement (voir article I). Enfin, comme élément accessoire, une membrane, le sarcolemme ou myolemme, dont la signification est encore énigmatique et dont il sera question plus tard, entoure habituellement la cellule musculaire.

§ I

STRUCTURE DE LA SUBSTANCE MUSCULAIRE

1° — Sarcoplasme et Noyau

Comme ces parties constituantes de la cellule musculaire, si elles ne sont pas caractéristiques, sont du moins primordiales, il convient de les examiner tout d'abord.

A. Sarcoplasme

Le protoplasma de la cellule musculaire, ordinairement appelé *Sarcoplasma* (Rollett), nommé aussi « sarcoglie » (Kühne), « substance unissante ou intermédiaire (Biedermann, Thin, Kölliker) », « masse interfibrillaire (Aubert) », se présente habituellement sous l'aspect d'une masse grenue, dont la situation et les rapports avec les fibrilles seront examinés plus loin, et sont variables d'ailleurs selon les diverses cellules musculaires. D'une manière générale, le sarcoplasme se trouve en trois endroits. Il s'accumule autour du noyau, en formant une masse plus ou moins considérable et de forme variable (un cordon axial dans les cellules étirées en fibres cylindriques, un amas fusiforme, le « corpuscule musculaire » de Max Schultze (1861), dans les cellules allongées en fuseau; parfois extrêmement réduite, cette masse sarcoplasmique atteint ailleurs, par exemple chez les Nématodes, des dimensions énormes. En outre, de cet amas sarcoplasmique principal partent des cloisons qui séparent des groupes ou faisceaux de fibrilles, appelés colonnettes musculaires. Enfin, un grand nombre d'auteurs, entre autres Wagener (1880), Schaffer (1893) ont admis que de ces cloisons intermusculaires se détachent des lamelles plus délicates encore, qui s'insinuent entre les fibrilles; quelques observateurs cependant, tels que Biedermann (1876), Rollett (1885), Retzius (1890) n'ont pas admis que le sarcoplasme pénètre entre les fibrilles mêmes. D'après cela, on peut distinguer topographiquement le sarcoplasme principal ou périnucléaire, le sarcoplasme intercolonnaire, le sarcoplasme interfibrillaire.

Le sarcoplasme, découvert par Dobie (1849), caractérisé par Kölliker, fut ensuite étudié à l'aide de la méthode de l'or par Biedermann (1876), J. Gerlach (1877), et surtout par Retzius (1890), et aussi avec divers procédés par Bremer (1883), von Limbeck (1885), Ramon y Cajal (1888), Bütschli et Schewiakoff (1890), Apathy (1893, 1894), Heidenhain (1899).

Une bonne fixation du sarcoplasme est d'ailleurs beaucoup plus diffi-

elle a obtenir que celle de la substance fibrillaire; aussi peut-elle servir de criterium pour juger du bon état d'une préparation musculaire. Il arrive trop souvent que le sarcoplasme n'est pas conservé entre les colonnettes musculaires et que celles-ci, qui sont d'ailleurs dans un état de fixation excellent, sont séparées par des espaces vides, que le sarcoplasme devrait remplir.

A la place de l'aspect grenu, que l'on constate à de faibles grossissements, les auteurs ont décrit au sarcoplasme une structure soit réticulaire, soit alvéolaire (fig. 1). Parmi eux, Bremer, Bütschli et Schewiakoff, Retzius et d'autres ont fait plus, en fixant, par une étude véritablement topographique du sarcoplasma, ses rapport savec les fibrilles et même

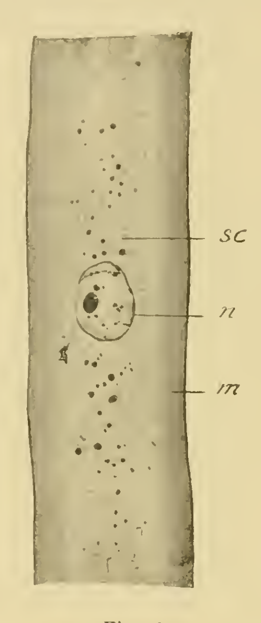


Fig. 1

Fig. 1. — Fibre musculaire de l'*Hirudo medicinalis* L., avec sarcoplasma réticulaire. *sc*, axe sarcoplasmique, à structure réticulée. — *n*, noyau. — *m*, écorce musculaire. × 500. Liq. de Flemming, safranine, hématoxyline.

avec les différentes parties dont se composent les fibrilles : rapports dont on ne pourra évidemment prendre une connaissance complète que quand on connaîtra aussi les fibrilles.

Selon Bremer, le sarcoplasma représente un réseau qui traverse toute la cellule, dont les mailles sont de forme quadrangulaire sur la coupe longitudinale, de forme pentagonale sur la coupe transversale, et dont les points nodaux épaissis figurent des corpuscules de forme variable, ordinairement des bâtonnets. Dans les mailles de ce réseau grossier, s'en trouve un autre plus fin, constitué d'ailleurs de la même façon. Il existe

donc en définitive dans le sarcoplasme une alternance régulière de filaments transversaux et longitudinaux épais et minces, des séries alternantes, transversales et longitudinales, de gros et de fins corpuscules, un réseau grossier et un réseau délicat enchevêtrés enfin l'un dans l'autre.

Avec Bütschli et Schewiakoff, le sarcoplasma, conformément à la conception générale de Bütschli, possède une structure alvéolaire et se compose d'alvéoles allongés dans le sens de l'axe de la fibre musculaire (fig. 2). La structure du sarcoplasme varie du reste selon les endroits : là où il est amassé en quantité considérable, il offre l'apparence grenue et la structure alvéolaire ; celui qui forme des lames minces entre les colonnettes et les fibrilles a un aspect homogène. Le réseau alvéolaire du sarcoplasme est d'ailleurs en continuité directe avec celui qui, d'après les auteurs, constitue la substance musculaire fibrillaire elle-même (fig. 2).

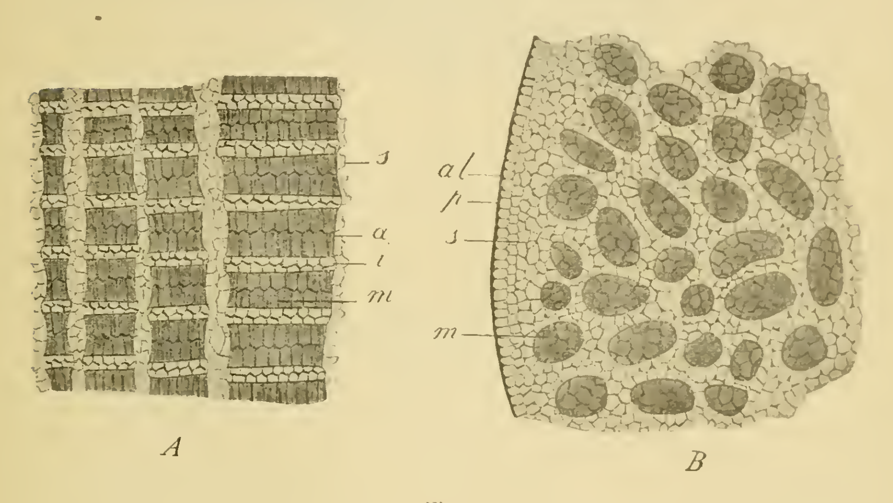


Fig. 2

Fig. 2. — Fibre musculaire d'*Astacus fluviatilis* montrant le sarcoplasme alvéolaire. — *A*, coupe longitudinale. — *B*, coupe transversale. — *s*, sarcoplasma. — *al*, couche alvéolaire du sarcoplasma. — *p*, pellicule. — *m*, colonnettes musculaires. — *i*, substance claire isotrope des fibrilles. — *a*, substance sombre anisotrope des fibrilles. D'après Bütschli et Schewiakoff.

Retzius, au moyen de la méthode de l'or, a trouvé au sarcoplasme une structure aussi compliquée que régulière. Par cette méthode, les fibrilles sont gonflées au point de devenir indistinctes, de sorte que le sarcoplasme apparaît avec tous les détails de son organisation. On observe alors, sur des vues longitudinales (fig. 3), des rangées transversales de grains, unis en séries longitudinales et transversales par des filaments, de façon qu'il existe des mailles quadrangulaires très régulières. Ces grains ne sont d'ailleurs, comme les coupes transversales le montrent, que la section d'épais filaments étalés horizontalement. Des réseaux de filaments sarcoplasmiques transversaux traversent donc la fibre d'outre en outre.

Ces réseaux horizontaux ne se ressemblent pas tous : ils sont plus ou moins puissamment développés, et à cet égard on peut en distinguer de trois sortes : réseaux de premier, de deuxième et de troisième ordre. La

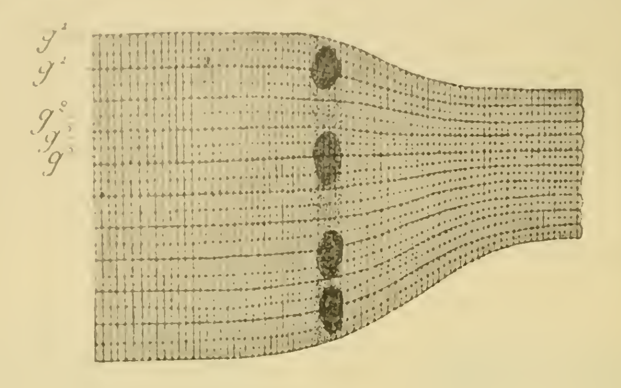


Fig. 3

Fig. 3. — Fibre musculaire de *Dytiscus marginalis* montrant les réseaux sarcoplasmiques
g^1, g^2, g^3, rangées de grains appartenant aux réseaux de premier, deuxième et troisième ordre. D'après RETZIUS.

distribution de ces divers réseaux est parfaitement régulière, et ils se succèdent dans un ordre déterminé, correspondant à la succession des parties dont se compose la partie musculaire proprement dite.

(*à suivre.*)

Paru le 1er Mai 1904.

Les directeurs :

G. PRUVOT et E.-G. RACOVITZA.

Le gérant : CHARLES SCHLEICHER.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail, Paris (6e) — Téléphone : 704-75

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT ET E. G. RACOVITZA

Chargé de Cours à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e SÉRIE, T. II. NOTES ET REVUE 1904. N° 7

XIX

LES PREMIERS STADES DE LA FORMATION DU SPERMATOZOIDE CHEZ L'AXOLOTL

(Note préliminaire)

Par Albert Branca

Chez l'Axolotl, la spermatide qui résulte de la division des cytes de second ordre, se présente sous la forme d'un élément irrégulièrement arrondi, de 14 à 17 μ de diamètre. Son noyau sphérique (10 μ) est semé de grains de chromatine volumineux. Ces grains, au nombre d'une dizaine, sont accolés contre la membrane nucléaire, ou se montrent répartis sur les nœuds d'un réseau dont les travées délicates circonscrivent de larges mailles. Le cytoplasme est muni d'une sphère arrondie, finement granuleuse (5 à 6 μ) et de deux centrosomes de taille inégale. Le plus petit de ces centrosomes est punctiforme (0 μ 5) ; il est tourné vers le noyau. Le plus gros (1 μ 25 sur 1 μ) est annulaire ; il occupe la périphérie de la cellule (fig. 1.

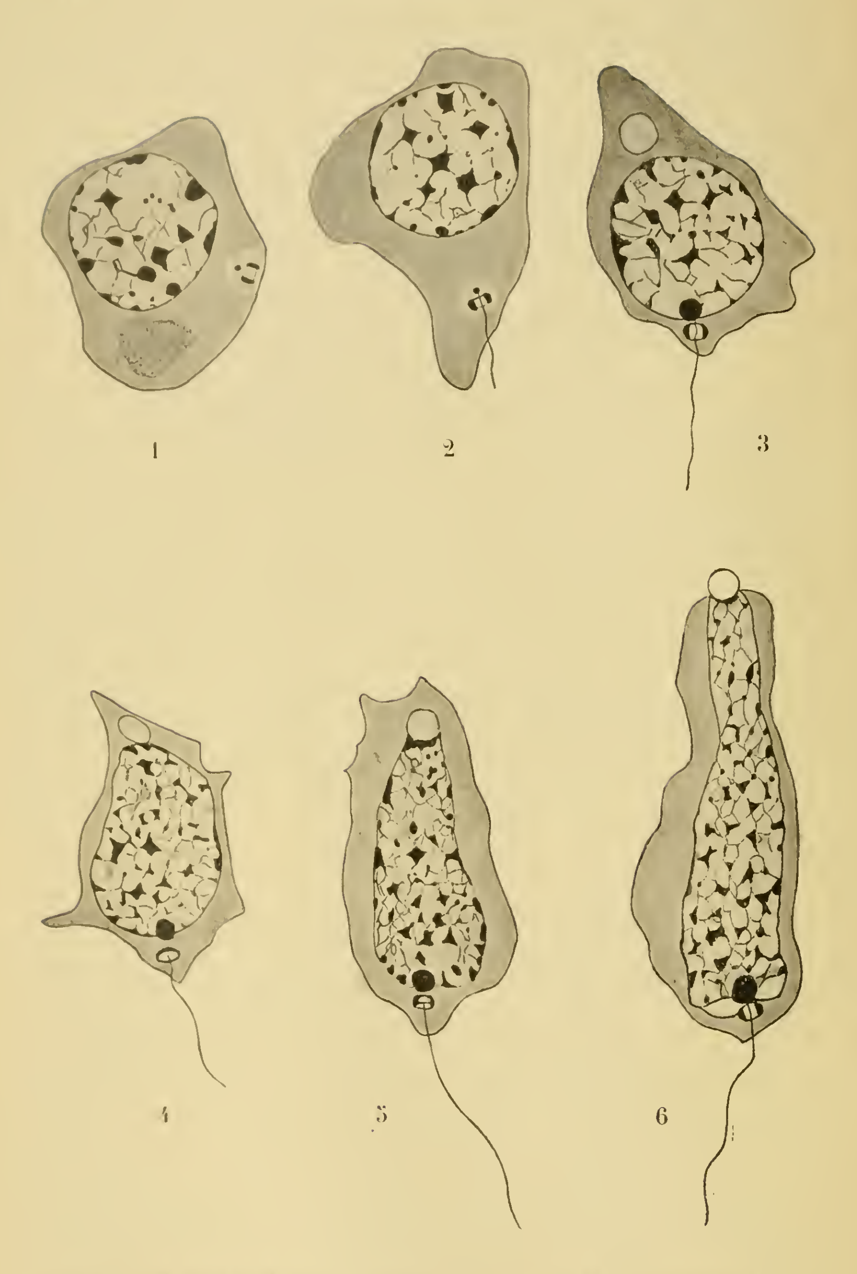


FIG. 1 à 6. — Histogénèse du spermatozoïde chez l'Axolotl. *Pour l'explication des figures voir le texte.*

Puis, la spermatide s'allonge[1] (24 μ de long, 15 μ de large). Les deux centrosomes s'éloignent de la surface de la cellule et se rapprochent du noyau. Du plus gros de ces centrosomes s'échappe un cil (5 μ) qui flotte au dehors du cytoplasme et ne présente aucune connexion avec le noyau (fig. 2.)

La spermatide commence à s'effiler. Son noyau est encore sphérique, mais le réticulum nucléaire est notablement plus serré qu'au stade précédent. Les grains chromatiques dont il est semé ont diminué de taille. La sphère est maintenant claire et petite (3 μ); elle est située au voisinage de l'un des pôles du noyau. Le centrosome antérieur a pris contact avec le pôle opposé du noyau ; il s'enfonce dans une dépression de la surface nucléaire et se met à grossir ; sa taille (1 μ 5) atteint celle du centrosome distal, jusque là le plus volumineux (fig. 3.)

Peu à peu la spermatide s'allonge (22 μ sur 12 μ); son contour est encore irrégulier. Le noyau, maintenant ovoïde (15 μ de long, 10 μ de large) occupe la presque totalité du cytoplasme. Son réticulum très serré, se montre semé de granulations chromatiques de plus en plus fines et de plus en plus nombreuses. Son extrémité antérieure est tangente à la sphère (2 μ 25) qui, dès lors, va coiffer cette extrémité. Le filament axile a doublé de longueur (10 μ) (fig. 3.)

Le noyau prend alors la forme d'un cône. Le sommet tronqué du cône nucléaire se termine[2] par une surface excavée qui reçoit la portion de sphère qui l'avoisine. Sphère et noyau sont séparés par une lamelle aplatie, qui prend les réactifs de la chromatine et que j'appellerai la plaque chromophile (fig. 5.)

Puis la sphère arrive à faire saillie hors du cytoplasme et se teint autrement que ce cytoplasme[3]. La plaque chromophile affleure la surface de la cellule[4]. A l'extrémité postérieure du noyau, on trouve le centrosome antérieur et le centrosome postérieur. Le premier de ces organes a grossi ; il se colore en violet rouge dans la triple coloration de Flemming, tandis que le centrosome postérieur se teint en bleu ardoise (fig. 6.)

[1] Les mensurations qui se rapportent à la largeur d'un organe cellulaire ou d'une cellule sont prises au point où cette largeur atteint son maximum.

[2] A ce moment, la spermatide a 25 μ de long, sur 12 μ de large. Le noyau atteint 17 μ sur 8 μ. La sphère mesure 2 μ ; la plaque chromophile est large de 2 μ et haute de 0 μ 3 à 0 μ 4.

[3] Elle se teint en violet dans la triple coloration de Flemming.

[4] La spermatide mesure alors 33 μ sur 12 μ ; le noyau atteint 26 μ sur 8 μ ; la sphère n'a plus que 2 μ.

A mesure que la cellule s'allonge[1], le réticulum nucléaire se montre de plus en plus serré et de moins en moins net. Les mailles qu'il circonscrit sont de plus en plus étroites, et elles commencent à se colorer. La partie du noyau qui supporte la plaque chromophile est nettement plus colorable que le reste du noyau. Elle va garder ce caractere. Elle constitue le segment apical du noyau (fig. 7.)

A partir de ce moment, toute apparence de réseau disparaît du champ nucléaire qui semble réduit à un fond uniformément coloré. Sur ce fond homogène, se détachent des grains chromatiques, pareils à des épines ; ces grains diminuent de nombre et finissent bientôt par disparaître du segment basal du noyau. Au niveau du segment apical, ils semblent se fusionner pour former une tige que surmontent la plaque chromophile et la sphère.

Cette sphère, véritable coiffe céphalique change de forme. Ce n'est plus une sphère, mais un cône. Sa base s'applique sur la plaque chromophile qui, de concave devient plane, puis convexe. La plaque donne implantation à une « formation conique » dont le sommet n'atteint jamais l'extrémité de la coiffe. La moitié inférieure de cette formation est basophile ; sa moitié opposée est acidophile (fig. 8 et 9.)

Pendant que se poursuivent ces modification du noyau[2], le centrosome antérieur s'enuclée du champ nucléaire qui jusque là paraissait l'englober. En même temps il grossit. Au moment où son diamètre atteint le diamètre transversal de la région du noyau contre laquelle il est appliqué, ce centrosome change de forme. C'est maintenant un cylindre court. L'une des extrémités de ce cylindre est convexe ; elle excave la zone du noyau sur laquelle elle s'applique. L'autre est plane ; elle affleure la surface de la cellule. Quant au centrosome postérieur, il ne s'est pas modifié et paraît situé en dehors de la cellule. Il est appelé à se transformer tandis que le centrosome antérieur se borne dorénavant à s'allonger, sans changer de forme (fig. 10.)

Dès lors le noyau comprend deux segments.

Le segment basal, le plus long, est homogène ; il se teint en violet pâle, avec le violet de gentiane ; le segment apical est court, effilé, et il se colore vivement en violet noir. En s'appliquant sur la plaque

[1] Cellule de 45 μ sur 6 μ ; noyau de 43 μ sur 4 μ ; filament axile long de 25 μ.

[2] Spermatide de 70 μ sur 5 μ ; noyau de 65 μ sur 3 μ 3 ; sphère de 2 μ ; centrosome antérieur 2 μ 2, segment apical du noyau 2 μ 2 ; formation conique 1 μ 3.



Fig. 7 à 10. — Histogénèse du spermatozoïde chez l'Axolotl.

chromophile qui lui est perpendiculaire, il simule un T. Ce T est coiffé par la sphère, mais la formation conique qui montait dans l'axe de cette sphère a disparu (fig. 11 et 12.)

A partir de ce moment, se produisent des modifications profondes dans la cellule sexuelle. Tout d'abord la triple coloration de Flemming n'arrive plus à mettre en évidence la coiffe céphalique. Puis une membrane ondulante se différencie : elle apparaît simultanément sur toute la longueur de la queue. Elle est étroite, et son bord libre, à peine onduleux, est presque parallèle au filament axile (fig. 13.)

Enfin, le cytoplasme qui formait gaîne autour du noyau disparaît à son tour (fig. 14.)

Dès lors, l'ébauche du spermatozoïde est constituée. Il existe une tête, une pièce intermédiaire et une queue.

La tête avec ses deux segments ne subira que des modifications insignifiantes.

La pièce intermédiaire est représentée tout d'abord par les deux centrosomes accolés. Mais à dater du moment où la plaque chromophile n'existe plus, le centrosome postérieur disparaît, en tant que formation annulaire. La pièce intermédiaire est constituée par le centrosome antérieur et par une tige étroite et courte qui simule un col. Ce col sépare le centrosome antérieur de la queue.

J'aurai l'occasion de revenir prochainement sur son origine et sur sa structure.

Comme la tête et la pièce intermédiaire, la queue est formée de deux parties. La partie principale comprend le filament axile et la membrane ondulante qui se montre de plus en plus large et de plus en plus profondément festonnée. La partie terminale est uniquement représentée par l'extrémité postérieure de la membrane ondulante.

Pour résumer, sous une autre forme les faits qui viennent d'être exposés, je dirai que la spermatide de l'Axolotl est une cellule irrégulièrement sphérique, de 14 à 17 μ de diamètre. Pour arriver à constituer le spermatozoïde mûr, c'est-à-dire une cellule longue de 605 à 610 μ, et au plus large d'un μ, elle doit subir des modifications profondes qui portent sur toutes ses parties.

1° *Modifications du cytoplasme.*— Le cytoplasme s'allonge, s'effile et disparaît finalement au pourtour du noyau.

2° *Modifications de la sphère.* — La sphère, opaque et granuleuse,

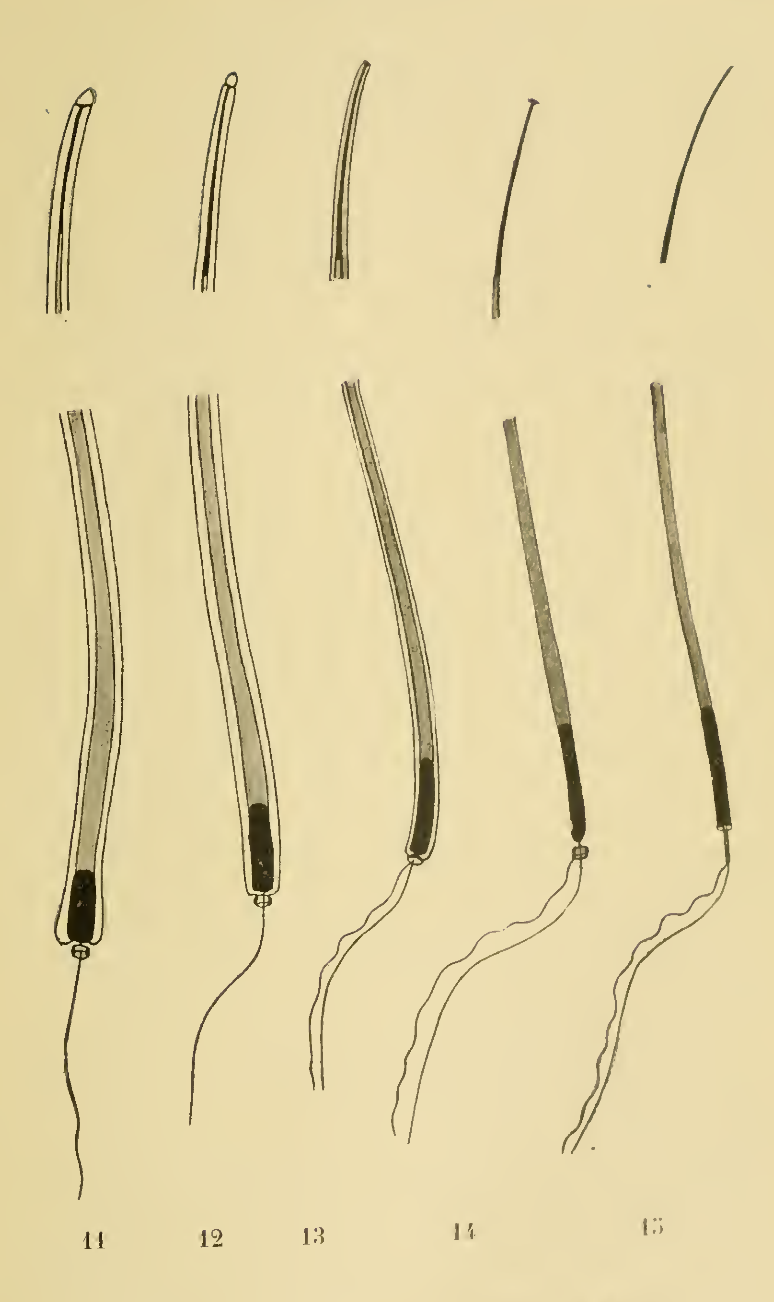


FIG. 11 à 15. — Histogénèse du spermatozoïde chez l'Axolotl.

occupe d'abord un territoire quelconque du cytoplasme. Puis elle se transforme en une vésicule claire qui s'applique à l'un des pôles du noyau et qui fait bientôt hernie au dehors du cytoplasme. La vésicule, d'abord sphérique, prend la forme d'un cône. Elle diminue progressivement de taille.

Au moment où la sphère s'accole à l'extrémité du noyau, elle est séparée de ce noyau par une plaque mince qui prend les réactifs de la chromatine. Cette plaque chromophile est d'abord excavée, puis plane, puis convexe. Elle donne implantation à une formation conique qui monte dans l'axe de la sphère. Elle disparaît avant la sphère qui, elle-même, disparaît avant la plaque chromophile.

3° *Modifications du noyau.* — Le noyau prend successivement la forme d'une sphère, d'un ovoïde, d'un cône et d'un filament très long, très grêle, recourbé en faux. Il est constitué d'abord par un réseau délicat, semé de grains chromatiques, rares et volumineux. A mesure que le noyau s'allonge, le réticulum est plus serré ; ses granulations chromatiques sont plus fines et plus nombreuses ; ses mailles deviennent de plus en plus étroites et elles finissent par se colorer. Bientôt toute apparence de réseau disparaît du champ nucléaire qui semble réduit à un fond uniformément coloré : sur ce fond homogène, se détachent des grains chromatiques, pareils à des épines. Dans la région du noyau qui supporte la sphère, ces grains semblent se fusionner; ils disparaissent au contraire dans le reste du noyau. De là, la distinction d'un segment apical et d'un segment basal, tous deux homogènes.

Le segment apical est court (12 à 15 μ), effilé, très avide des colorants nucléaires.

Le segment basal est très long (100 μ) et relativement large ; il fixe à peine le violet de gentiane dans la triple coloration de Flemming.

4° *Modifications des centrosomes.* — Au début de l'évolution de la spermatide; il existe près de la surface de la cellule, deux centrosomes; l'un est petit, punctiforme et tourné ves le noyau : l'autre est annulaire et relativement volumineux. Bientôt les deux centrosomes se rapprochent du noyau. Du centrosome distal s'échappe un cil qui flotte en dehors du cytoplasme et ne présente aucune connexion avec le noyau. Puis le centrosome proximal prend contact avec le noyau, et à partir de ce moment les deux centrosomes présentent des réactions différentes.

Le centrosome antérieur, s'enfonce dans une dépression du noyau et se met à grossir. Sa taille l'emporte bientôt sur celle du centrosome annulaire, jusque-là le plus volumineux. Finalement le centrosome proximal s'énuclée du noyau, et change de forme. Ce n'est plus une sphère, mais un cylindre, arrondi à son extrémité nucléaire. Ce cylindre est d'abord large et court (3 μ 3 sur 2 μ 4); il n'a plus qu'à s'allonger et à s'amincir (7 μ 5 sur 1 μ); il constitue la majeure partie de la pièce intermédiaire.

Le centrosome postérieur paraît émigrer hors du cytoplasme, au moment où le centrosome antérieur devient cylindrique. Quand la plaque chromophile disparaît, il disparaît en tant que formation annulaire. Il est représenté par ce col grêle et court qui réunit, un moment le centrosome antérieur et la queue du spermatozoïde.

5° *Modifications de la queue.* — La queue du spermatozoïde est représentée d'abord par le filament axile. La formation de la membrane ondulante coïncide avec la disparition de la sphère. Cette membrane se différencie d'emblée sur toute la longueur du filament axile. Elle s'élargit et se festonne de plus en plus. C'est elle seule qui constitue la portion terminale de la queue.

Dans une note ultérieure, je montrerai quelles modifications se déroulent pour permettre au spermatozoïde d'arriver à maturité, et j'indiquerai en quoi la formation du spermatozoïde diffère, chez l'Axolotl, du processus qu'on observe chez les Amphibiens qu'on a surtout étudiés (Salamandre, Triton, etc.)

REVUES CRITIQUES

XX

QUESTIONS RELATIVES AUX CELLULES MUSCULAIRES

par A. PRENANT

Professeur à l'Université de Nancy

IV. — La Substance musculaire

(Suite et fin)

Ce schéma a été corrigé sur plusieurs points. Ainsi, il résulte des recherches de ROLLETT (1885), RAMON Y CAJAL (1888) et SCHAFER (1891, 1891) que les réseaux de premier ordre sont en réalité doubles et apparaissent de chaque côté d'une membrane (membrane Z), dont il sera question plus loin, comme deux rangées de granules, visibles même à l'état vivant (fig. 4).

VERATTI (1902) en employant la méthode de GOLGI a coloré dans le sarcoplasme des réseaux transversaux. Ces réseaux peuvent offrir trois dispositions différentes. Il peut n'y en avoir qu'un, situé vis-à-vis de chaque membrane Z (ou disque terminal du segment musculaire). Ou bien il en existe deux, correspondant aux limites de la substance isotrope et de la substance biréfringante de chaque segment. Ou bien enfin ces trois réseaux coexistent. Les réseaux transversaux sont unis par des filaments longitudinaux, parallèles aux fibrilles musculaires. Cette disposition est très générale et se rencontre dans les muscles des Vertébrés et des Invertébrés. Il est possible que ces réseaux soient identiques à ceux que GOLGI a décrits dans les cellules nerveuses.

Les auteurs qui viennent d'être cités ont tous fait la part, dans leurs descriptions, des fibrilles et des réseaux sarcoplasmiques. D'autres au contraire ont nié l'existence de ce réseau (par ex. MOTTA-COCO 1901). D'autres surtout n'ont vu que lui dans la cellule musculaire; ils ont

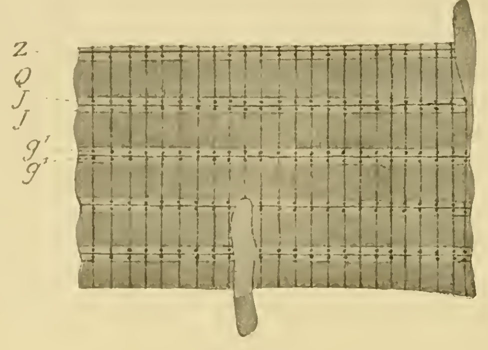


Fig. 4

FIG. 4. — Fibre musculaire d'*Hydrophilus* à l'état vivant.
Z. membrane Z. — Q. article Q de la fibrille musculaire. — J. J. substance isotrope de la fibrille musculaire — De chaque côté de Z, les deux rangées de grains de premier ordre g^1, g^1 interprétation de HEIDENHAIN 1899). D'après RAMON Y CAJAL.

négligé les fibrilles ou les ont considérées comme artificielles (tels MELLAND (1885), MARSHALL (1887), VAN GEHUCHTEN (1886, 1888). Pour ces derniers auteurs, il n'existe dans la fibre musculaire comme partie figurée, préexistante et naturelle, qu'un treillage de fibres longitudinales et transversales unies en un double réseau longitudinal et transversal. Ces partisans de la théorie réticulaire de la substance musculaire n'ont pas dit, et n'auraient pas pu dire d'ailleurs, que le réseau observé par eux était de nature sarcoplasmique; car on ne peut parler de sarcoplasme qu'autant qu'on admet des fibrilles et qu'on en distingue le sarcoplasma. Mais il est manifeste qu'ils n'ont eu sous les yeux que l'une des deux substances dont se compose le cytoplasme musculaire, c'est-à-dire le sarcoplasma, et que la substance fibrillaire leur a échappé.

Les rapports, en effet, du sarcoplasme avec la substance fibrillaire, et

de façon plus précise encore les rapports exacts des réseaux sarcoplasmiques avec les diverses parties de la substance musculaire, sont des plus difficiles à élucider, pour la raison suivante : c'est qu'on obtient rarement la partie sarcoplasmique et la partie fibrillaire parfaitement colorées et se montrant avec toute la netteté désirable. On peut dire, avec ROLLETT (1857, 1885), RETZIUS (1890), HEIDENHAIN (1899), que le muscle donne, suivant les méthodes qu'on emploie pour l'étudier, deux images différentes : l'une positive, l'autre négative : l'image positive étant, suivant les uns (ROLLETT, RETZIUS), celle qui montre le sarcoplasma ; suivant d'autres (HEIDENHAIN), celle qui fait voir les fibrilles. Ainsi VAN GEHUCHTEN et les autres partisans de la structure réticulaire du muscle n'ont mis en évidence que le réseau sarcoplasmique.

Les rapports généraux du sarcoplasme et de la substance fibrillaire s'observent le plus généralement et le plus commodément sur la coupe transversale de la cellule musculaire ; on peut ainsi juger de la répartition topographique du sarcoplasme dans l'élément musculaire et de son

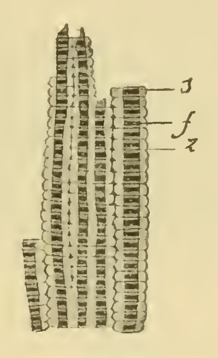


Fig. 5

FIG. 5. — Coupe longitudinale d'une cellule musculaire du cœur de l'Homme adulte. *s*, sarcoplasme (« disques sarcoplasmiques » de l'auteur). — *f*, colonnettes de fibrilles. — *z*, membrane ou disque Z. D'après MAC CALLUM (1897).

importance quantitative relativement à la substance fibrillaire. L'examen de ces rapports généraux sera fait plus loin.

C'est également à plus tard que sera remise l'étude des relations exactes que contracte le sarcoplasme avec la substance fibrillaire : étude de la plus haute importance au point de vue de l'architecture de la cellule musculaire et de la vraie signification des diverses parties qui composent cette cellule. Qu'il suffise de dire que sur les coupes longitudinales de la fibre musculaire, les plus convenables pour cette étude, on voit que le sarcoplasme a la forme d'un réseau à larges mailles disposé très régulièrement, et que ses travées transversales s'insèrent sur la substance musculaire à des intervalles réguliers, au niveau de disques particuliers de cette substance appelés membranes ou disques Z (fig. 5 et 6).

Le sarcoplasme renferme des enclaves très spéciales qui ont été décou-

vertes par HENLE (1841) et par KÖLLIKER (1857) et qui ont reçu de ce dernier auteur le nom de *grains interstitiels* en raison de leur situation dans les interstices des colonnettes fibrillaires, c'est-à-dire dans le sarcoplasme même (fig. 7). Ce sont ces grains, en général cubiques, volumineux et très réfringents, qui donnent au sarcoplasme examiné à de faibles grossissements un aspect grossièrement grenu.

On avait pris autrefois les grains interstitiels pour de la graisse. Il n'est pas douteux qu'un grand nombre d'entre eux et que dans certains cas la totalité même des grains interstitiels soient de nature graisseuse. Mais ces grains graisseux ne sont certainement qu'un état secondaire; leur apparition, d'après certains auteurs (VAN GEHUCHTEN 1888), est même l'indice d'un état pathologique, d'une dégénérescence de la fibre musculaire, tandis que d'autres (KNOLL 1891) y voient le signe d'une suractivité de l'élément musculaire. Les véritables grains interstitiels n'ont pas les réactions de la graisse. Ce sont des corpuscules *sui generis*, distincts de

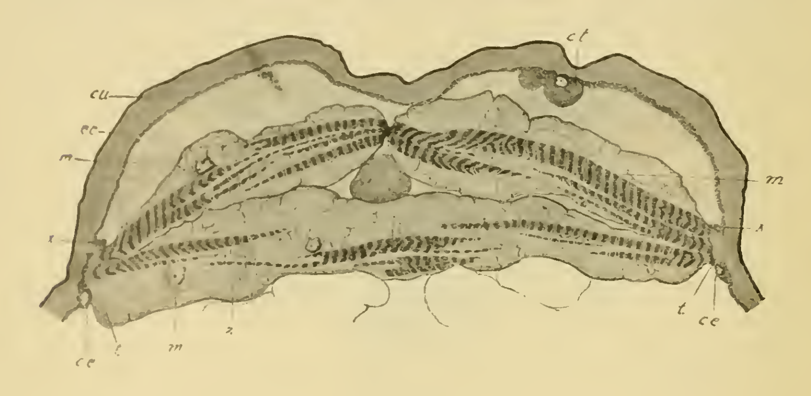


Fig. 6

FIG. 6. — Portion d'une coupe transversale d'une larve d'Œstre (*Gastrophilus equi* Fabr.) montrant dans les cellules musculaires les relations du sarcoplasme avec les membranes Z.

m, cellules musculaires avec le noyau, le sarcolemme, le sarcoplasme grossièrement réticulé et la substance musculaire striée transversalement. En *Z*, on voit que le réticulum sarcoplasmique se continue directement avec les membranes *Z* de la substance musculaire qu'il constitue, tandis que d'autre part il se rattache au sarcolemme. — *cu*, cuticule. — *ec*, ectoderme (hypoderme) avec *ct*, cellules trachéales (?) en voie de formation qui en dépendent. — *x*, *x*, points où l'ectoderme se réfléchit sur les cellules musculaires. — *ce*, *ce*, cellules ectodermiques placées au point de réflexion de l'ectoderme sur le muscle. Au niveau de leur insertion cuticulaire, les cellules musculaires se continuent par un tendon strié, fibrillé, dont les fibrilles prolongent celles du muscle et laissent encore distinguer la striation transversale. Liq. de Flemming; hémat. fer. éosine. × 250.

la graisse, caractéristiques de la cellule musculaire (KÖLLIKER 1857, VULPIAN 1875, GRÜTZNER 1884, RETZIUS 1890), qui par leurs réactions ressemblent à une lécithine (DANILEWSKY 1882, KNOLL 1889) et sont en tout cas une forme chimique préparatoire de la graisse. Ces grains résistent à l'action des alcalis concentrés, et aussi (d'après certains auteurs) de l'acide

acétique, qui, en gonflant les fibrilles, font nettement apparaître les grains; ceux des Insectes sont des vésicules qui se gonflent dans l'eau en perdant une partie de leur contenu, tandis que le reste demeure inattaquable, sauf par la potasse caustique bouillante (Kölliker 1889, Retzius 1890). Les grains interstitiels offrent souvent une coloration naturelle, à laquelle les muscles sont en partie redevables de leur couleur rouge (Knoll 1891). En outre, ils sont spécifiquement colorables par les réactifs. Aux grains interstitiels, bien connus dans les muscles des Insectes et des Vertébrés adultes, il convient de rattacher : les granules colorables décrits par Born (1873) dans les fibres musculaires des embryons de Mammifères, ainsi que les petits grains colorables par le bleu de méthylène et inégale-

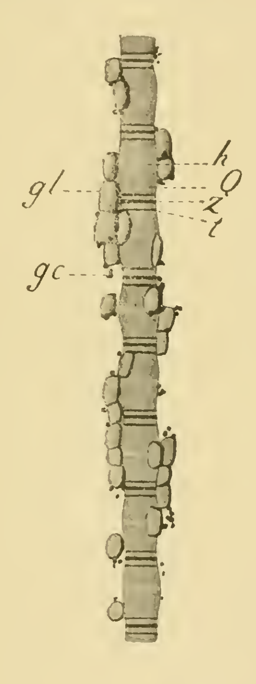


Fig. 7

Fig. 7. — Une fibrille (colonnette musculaire) des muscles des ailes du Hanneton (*Melolontha vulgaris* L.) avec grains interstitiels.
Les grains interstitiels du sarcoplasme avoisinant cette fibrille lui sont restés adhérents. — *gl*, gros grains interstitiels non colorables (lécithine). — *gc*, grains petits et colorables. — *Q*, article Q — *Z*, membrane Z — *h*, strie de Hensen — *t*, strie de Tourneux, dans la fibrille musculaire. Alcool, picrocarmin, glycérine. × 750.

ment gros qu'Iwanzoff (1897) a signalés chez les Holothuries; les uns et les autres ont été considérés par ces auteurs comme des produits de l'échange de substances. Il peut exister aussi dans les fibres musculaires de la graisse véritable, en quantité parfois très notable.

WAHLBAUM (1899) a fait une étude spéciale de ces enclaves interstitielles graisseuses dans les muscles striés de sujets rachitiques et d'individus normaux, et notamment dans les muscles de l'œil. L'abondance de la graisse dans ces muscles, surtout dans le muscle élévateur de la paupière, est, d'après l'auteur, liée à certaines autres particularités structurales, et elle est en rapport avec l'activité spéciale de la musculature oculaire.

En raison de la nature particulière des grains interstitiels, RETZIUS (1890) a cru devoir leur donner un nom distinct ; il les a appelés *sarcosomes*. ARNOLD (1898), par une méthode spéciale, a trouvé à son tour dans le sarcoplasme des grains spéciaux. Il les nomme aussi sarcosomes, mais les considère comme un état précurseur des grains interstitiels; il les distingue d'autres granules, les « myosomes », qu'il trouve dans les fibrilles musculaires. Les sarcosomes d'ARNOLD ne sont d'ailleurs qu'une variété, propre à l'élément musculaire, des « plasmosomes », dont l'auteur admet l'existence dans toutes les cellules.

Il faut rappeler aussi que BENDA (1900) a décrit dans les fibres musculaires des *mitochondries* spécifiquement colorables, qu'il identifie aux plasmosomes d'ARNOLD.

Les grains interstitiels sont disposés dans la cellule en files longitudinales au sein du sarcoplasme intercolonnaire, mais ils manquent dans le sarcoplasme interfibrillaire. Ils sont constants et ne font défaut dans aucune fibre musculaire (KÖLLIKER). Mais ils sont en quantité très variable suivant les fibres musculaires, selon les espèces animales et selon les moments où l'on examine les muscles. Ils abondent dans certains muscles tels que ceux des Insectes, ceux de la Grenouille d'hiver, de l'Homme, de certains Poissons.

Le sarcoplasme est certainement préposé au chimisme du muscle (SACHS 1872, BIEDERMANN 1875, WAGENER 1880, RETZIUS 1890) ; c'est, en effet, dans les muscles les plus actifs, ceux des ailes des Insectes, par exemple, qu'il est le plus abondant et le plus riche en grains interstitiels. Le sarcoplasme peut aussi être considéré comme formant dans la cellule un chemin pour les sucs nutritifs, une voie séreuse où circule le sérum qui baigne les colonnettes de substance musculaire. Il représente entre les colonnettes fibrillaires un système d'espaces plasmatiques ces espaces sont agrandis par les réactifs qui contractait les fibrilles ; ceux au contraire qui, comme le chlorure d'or, gonflent la substance musculaire des fibrilles, rétrécissent ces espaces, ne laissant subsister que le réseau sarcoplasmique et les sarcosomes. RETZIUS (1890), L. GERLACH (1876) et ARNOLD (1877) ont rempli ces espaces par des injections sous-cutanées et vitales de matières colorantes et ont ainsi prouvé leur réalité. Le sarcoplasme n'est certainement pas la partie contractile du muscle. KÖLLIKER (1888) a fait justice des affirmations de VAN GEHUCHTEN et de RAMON Y CAJAL, prétendant que seul il est doué de contractilité. Le sarcoplasme a toutefois, comme on le verra plus loin, une influence sur le mode de contraction de la cellule musculaire.

On ne connaît pas d'autre centre cellulaire dans les éléments mus-

culaires que celui qui a été découvert dans les fibres musculaires lisses des Vertébrés par K. W. Zimmermann (1898) et par v. Lenhossék (1899). Le microcentre est représenté par deux petits corpuscules juxtaposés en diplocoque et situés à côté du noyau dans la partie la plus épaisse du corps cellulaire. Aucune différenciation cytoplasmique comparable à une sphère attractive n'entoure ce microcentre (fig. 8).

B. Noyaux

Le noyau unique ou les noyaux multiples que la fibre musculaire contient sont situés dans la masse sarcoplasmique principale, et forment par exemple avec celle-ci les amas connus sous le nom de « corpuscules musculaires » (Max Schultze).

L'étude de la forme des noyaux sera reportée avec l'étude des diverses formes ou espèces de cellules musculaires. La forme du corps nucléaire est en général en rapport avec celle du corps cellulaire et de la masse



Fig. 8

Fig. 8. — Portion d'une fibre musculaire lisse de l'intestin du Chat avec le microcentre. D'après v. Lenhossék (1899).

sarcoplasmique périnucléaire. Le noyau est arrondi quand il est entouré par un amas considérable de sarcoplasme (cellules musculaires de la paroi du corps des Nématodes). Dans les fibres musculaires lisses et striées des Vertébrés, où la petite masse sarcoplasmique qui l'entoure est fusiforme, le noyau est elliptique ou a la forme d'un bâtonnet. Dans le cas de fibres multifides, qui est celui de certaines fibres musculaires lisses (vessie des Amphibiens par exemple), la forme du noyau épouse celle du corps cellulaire. Le contour du noyau est habituellement régulier. Dans certains cas cependant, le corps nucléaire est irrégulièrement

lobé. Ces formes lobées, qui sont le signe de la division directe du noyau, ont été observées entre autres par SOLGER (1891) au niveau des files nucléaires qu'on trouve dans les travées du muscle cardiaque des Mammifères, ainsi que par GODLEWSKI (1900) dans les fibres musculaires des larves de Salamandre. Plusieurs auteurs (NICOLAIDES 1883, KÖLLIKER 1889, MORPURGO 1899, GALEOTTI E LEVI 1893, GODLEWSKI 1900), ont observé la division mitosique des noyaux musculaires lors du premier développement et de la régénération des muscles striés dans des cellules musculaires encore indifférentes ou même déjà pourvues de fibrilles striées. La mitose des noyaux des cellules musculaires lisses est également bien connue. Quant à la situation des noyaux tantôt axiale, tantôt périphérique et, en général si variable dans la fibre musculaire, c'est une question spéciale à traiter à propos de chaque espèce d'élément musculaire en particulier. EYCLESKYMER (1900) a proposé, pour le déplacement du noyau, qui au cours du développement devient périphérique d'axial qu'il était tout d'abord, une explication générale qui peut trouver ici sa place : il suppose que cette migration est due à la formation fibrillaire intense qui se fait à ce moment dans la région périphérique de la fibre, et qu'elle n'est qu'un cas particulier de la loi générale selon laquelle le noyau se porte dans les points de plus grande activité. On pourrait élever bien des objections contre cette interprétation. Une autre question générale est celle des rapports du noyau avec le sarcoplasme et avec la substance musculaire fibrillaire. On admet généralement que le noyau est plongé dans la masse sarcoplasmique avec laquelle il forme un corpuscule musculaire, et qu'il n'a aucune relation avec la substance fibrillaire. D'après WEBER (1874) et VAN GEHUCHTEN (1888, 1889 *a*), le noyau serait cependant en rapport immédiat avec les fibrilles ; WEBER a même vu que les fibrilles produisent sur les noyaux des crêtes d'empreinte, ce qui prouve qu'ils sont tout au plus séparés d'elles par une couche minime de sarcoplasme.

La structure du noyau offre les particularités suivantes à noter.

Dans les fibres musculaires lisses des Vertébrés et des Amphibiens, d'après P. SCHULTZ (1895) et M. HEIDENHAIN (1900), le noyau est caractérisé par l'accumulation de toute la chromatine (basichromatine) à la périphérie du corps nucléaire, sous forme de membrane nucléaire chromatique. L'intérieur du noyau est rempli par de l'oxychromatine, et traversé par un réseau de linine. Il contient aussi des nucléoles en nombre variable ; ce nombre a été fixé à deux par les anciens auteurs (ARNOLD, FRANKENHAUSER, etc.) et par P. SCHULTZ ; mais ce chiffre est toujours trop faible d'après HEIDENHAIN.

Récemment MÜNCH (1903) a décrit dans le noyau des fibres musculaires lisses des Mammifères une disposition que VAN GEHUCHTEN avait déjà observée auparavant dans celui des fibres musculaires striées. Elle consiste en une striation transversale ou oblique du noyau, due en réalité à l'existence d'un ruban spiral formé par la chromatine nucléaire. Il n'y a pas d'après l'auteur d'autre formation visible et dûment préexis-

tante dans ce noyau : il n'y a notamment ni membrane nucléaire ni nucléoles. Ces résultats assez imprévus, MÜNCH prétend les avoir obtenus par l'examen des cellules musculaires à l'état frais. En réalité, les noyaux qui offrent ces diverses particularités ont été observés après traitement par les acides acétique ou citrique, ou par la potasse.

C'est également en se servant de l'acide citrique que VAN GEHUCHTEN (1887, 1888, 1888*a*, 1889) était arrivé à un résultat analogue pour le noyau des fibres musculaires striées chez la Grenouille et d'autres Batraciens. Ce noyau renferme un filament nucléinien enroulé en spirale sur lui-même et tapissant par ses tours de spire la face interne de la membrane nucléaire. Cette disposition, déjà signalée par NICOLAIDES (1883) avait été considérée par cet auteur comme un indice de division cinétique ; pour VAN GEHUCHTEN ces noyaux sont au repos parfait. Il peut arriver, d'après VAN GEHUCHTEN, que le noyau se réduise à un unique filament tortueux



Fig. 9

FIG. 9. — Noyau d'une fibre musculaire striée d'une larve de Triton. *mn*, membrane nucléaire. — *rl*, réseau de linine. — *cr*, corps chromatiques. — *pl*, nucléoles plasmatiques. Sublimé. hémat. au fer. D'après une préparation de M. HEIDENHAIN. × 500.

de chromatine. MÜNCH (1903) a retrouvé chez la Grenouille, mais non chez les autres Mammifères, les détails indiqués par VAN GEHUCHTEN sur le même animal et observés par lui-même dans les noyaux des fibres striées.

Sans vouloir nier la réalité de cette structure des noyaux musculaires, il est certain qu'elle représente un cas spécial, dû à une technique très spéciale aussi : car à l'état frais aussi bien qu'après fixation par les réactifs usuels, l'aspect du noyau des fibres striées est tout autre. On y voit d'ordinaire (fig. 9) une membrane nucléaire chromatique, qui par un réseau de linine très distinct se relie à quelques corps chromatiques de forme irrégulière ; plusieurs nucléoles plasmatiques sont disséminés dans le champ nucléaire.

On a fait quelques observations intéressantes sur les changements structuraux qui s'opèrent dans le noyau au cours de l'évolution des cellules musculaires. C'est ainsi que MACALLUM (1887), qui a décrit dans les noyaux des muscles striés de *Menobranchus lateralis* des stries et des sillons non encore signalés, a comparé l'état des noyaux dans les fibres jeunes et adultes. Dans les premières, la membrane n'est pas sillonnée et la chromatine est disposée en courts fragments fenêtrés, orientés suivant le grand axe du noyau, ou bien forme de petits nucléoles. Dans les noyaux âgés, la chromatine fait presque défaut, la membrane est creusée de sillons dus, sans doute, à la pression exercée par le réticulum musculaire environnant. EYCLESHYMER (1902) a été plus avant dans l'étude de l'évolution du noyau. Chez *Necturus*, le noyau de la fibre musculaire striée passe par trois états successifs qui sont en rapport avec l'activité fibrillogénétique de la cellule. Avant la formation des fibrilles le noyau, entouré d'une membrane chromatique irrégulière, renferme de 4 à 5 nucléoles plasmatiques ou plasmosomes et plusieurs caryosomes unis par des filaments de linine. Quand ensuite les fibrilles se forment, on voit les plasmosomes disparaître, les caryosomes devenus très volumineux se distribuent à la périphérie, le réseau lininien est plus lâche qu'auparavant. Dans le muscle adulte enfin, il n'existe généralement qu'un seul plasmosome; les caryosomes sont nombreux mais plus petits qu'au stade précédent et ne forment pas de couche périphérique. Ainsi que MACALLUM l'avait fait avant lui, EYCLESHYMER met ces changements en rapport avec l'activité fibrillogène de la cellule. Sans aller jusqu'à dire avec son devancier, qu'au moment de la formation fibrillaire la substance chromatique provenant des granules vitellins se porte sur la substance sombre et colorable des fibrilles aussi bien que sur le noyau, il croit que cette substance peut provenir du noyau et que l'augmentation de la richesse chromatique de ce dernier est en relation avec la production fibrillaire.

LÖWENTHAL (1898) et WAHLBAUM (1899) ont distingué plusieurs sortes de noyaux dans les fibres striées de muscles non seulement pathologiquement altérés mais même normaux. Ce sont : 1° des noyaux allongés, en forme de bâtonnet, uniformément colorables ; 2° des noyaux grands, arrondis, clairs et vésiculeux, pourvus d'un ou deux nucléoles et d'un réseau chromatique bien distinct ; 3° des noyaux clairs, en forme de bâtonnets, à structure évidente ; 4° de petits noyaux arrondis, à coloration uniforme et intense. LÖWENTHAL a considéré comme rares dans les muscles normaux les formes 3 et 4, qui pour WAHLBAUM sont au contraire les plus fréquentes. Ce dernier pense que les noyaux clairs 2 et 3 appartiennent surtout aux muscles jeunes, tandis que dans ceux de l'adulte on trouve principalement les formes compactes 1 et 4.

XXI

BIBLIOTHÈQUE DU LABORATOIRE ARAGO[1]

MÉMOIRES ET VOLUMES ISOLÉS

H (*Suite*)

Herrmann (G.). — Recherches sur la spermatogénèse chez les Sélaciens, Paris, 1882.

Hertwig (O.). — Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befuchtung und Theilung des thierischen Eies, Leipzig, 1875.

Hertwig (O.). — Traité d'embryologie ou histoire du développement de l'Homme et des Vertébrés, trad. franç., 1891.

Hertwig (O.). — La cellule et les tissus. Éléments d'anatomie et de physiologie générales, trad. française, Paris, 1894.

Hertwig (O.) und R. Hertwig. — Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie, Iena, 1878.

Hertwig (O.) und R. Hertwig. — Die Actinien anatomisch und histologisch dargestellt, Iena, 1879.

Hertwig (R.). — Ueber den Bau der Ctenophoren, Iena, 1880.

Hesse. — Description d'un nouvel Ancée *Anceus congeri*, Montpellier, 1876.

Hessling (Th. von). — Die Perlmuscheln und ihre Perlen, Leipzig, 1859.

Hickson (S.-J.). — Notes on the collection of specimens of the genus Millepora obtained by Mr. Stanley Gardiner at Funafuti and Rotuma, London, 1898.

Hickson (S.-J.). — The Medusæ of Millepora, London, 1899.

Hickson (S.-J.). — The Alcyonaria and Hydrocorallinae of the Cape of Good Hope, Capetown, 1900.

Hickson (S.-J.) and J.-L. Hiles. — The Stolonifera and Alcyonacea collected by Dr Willey in new Britain, Cambridge, 1900.

Hjort (J.). — Hydrografisk-Biologiske Studier over Norske Fiskerier, Christiania, 1895.

Hjort (J.). — Hydrographic-biological studies of the norwegian Fisheries, Christiana, 1896.

Hjort (J.). — Die erste Nordmeerfahrt des Norwegischen Fischereidampfers « Michael Sars » im Jahre 1900 unser Leitung von Johan Hjort. Gotha, 1901.

Hincks (Th.). — A history of the british Hydroid Zoophytes, 2 vol. in-8, London, 1868.

Hincks (Th.). — A History of the british marine Polyzoa, 2 vol. in-8, London, 1880.

Hoefer (F.). — Histoire de la zoologie, Paris, 1873.

Hoek (P-.P.-C.). — Zur Entwickelungsgeschichte der Entomostraken. I. Embryologie von *Balanus*, Leiden, 1876.

[1] Voir *Notes et Revue* 1901, nos 2, 4, 5; 1902, nos 2, 3, 6, 7; 1903, nos 1, 2, 5, 8, 9; 1904, no 2 et 4.

HOEK (P.-P.-C.). — Bericht ueber die zoologische Station der Niederlandischen zoologischen Gesellschaft, Leyde, 1877.
HOEK (P.-P.-C.). — Ueber den encystirten Scolex von *Tetrarhynchus*, Leiden, 1879.
HOEK (P.-P.-C.). — Overzicht van de Literatur op de Oester en Haar cultuur Betrekking Hebbende. Leiden, 1881.
HOEK (P.-P.-C.). — The Pycnogonids, dredged during the cruise of the " Willem Barents " in the year 1878 and 1879, Leiden, 1881.
HOEK (P.-P.-C.). — Die Crustaceen, gesammelt waehrend der Fahrten des " Willem Barents ", Leyde, 1882.
HOEK (P.-P.-C.). — Beiträge zur Kenntniss der Anatomie der Cirripedien, Leyde, 1885.
HOEK (P.-P.-C.). — Bibliographie der Fauna van Nederland, Leyde, 1888.
HOEK (P.-P.-C.). — Bemerkungen über Larven und Junge einiger wichtigeren in dem Berichte behandelten Fischarten, 1888.
HOEK (P.-P.-C.). — Neuere Lachs-und Maifisch-Studien, 1899.
HOEK (P.-P.-C.). — Carcinologisches, Leyde.
HOEK (P.-P.-C.). — Iets over *Pilumnus tridentatus* Maitland.
HOERNES (R.). — Manuel de Paléontologie, trad. franc., 1886.
HOEVEN (J. van der). — Handbook of zoology, 2 vol. gr. in-8, Cambridge, 1856-1858.
HOFFMANN (C.-K.). — Zur Ontogenie des Knochenfische, Amsterdam, 1881.
HOFFMANN (C.-K.). — Contributions à l'histoire du développement des Plagiostomes.
HOUSSAY (Fr.). — La forme et la vie, Paris, 1900.
HOYLE (W.-E.). — On a new species of Octopus, Edinburgh, 1883.
HOYLE (W.-E.). — A revised list of British Ophiuroidea, Edinburgh, 1884.
HOYLE (W.-E.). — On *Loligopsis* and some other genera, Edinburg, 1885.
HOYLE (W.-E.). — On a new species of *Pentastomum* (*P. protelis*), from the mesentery of *Proteles cristatus*, Edinburgh.
HUBRECHT (A.-W.). — Untersuchungen über Nemertinen aus dem Golf von Neapel, Haarlem, 1874.
HUBRECHT (A.-W.). — Aanteekeningen over de Anatomie, Histologie en Ontwikkelingsgeschiedenis van eenige Nemertinen, Utrecht, 1874.
HUBRECHT (A.-W.). — Zur Anatomie und Physiologie des Nervensystems, der Nemertimen, Amsterdam, 1880.

Paru le 8 Mai 1904.

Les directeurs :
G. PRUVOT et E.-G. RACOVITZA.

Le gérant : CHARLES SCHLEICHER.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail. Paris (6e) — Téléphone : 704-75

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Chargé de Cours à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e SÉRIE, T. II. NOTES ET REVUE 1904. N° 8

XXII

ON *CYSTOBIA IRREGULARIS* (MINCH.) AND ALLIED « NEOGAMOUS » GREGARINES

(Preliminary note)

by

H. M. WOODCOCK (B. Sc. Lond.)

Having regard to the important additions, during recent years, to our knowledge of the true life-cycle of Gregarines, it seemed desirable to ascertain, as far as possible, that of one of the genera whose manner of life is so strikingly modified by their remarkable habit of precocious association and which I propose to distinguish as « neogamous [1] » forms, from their constant occurrence in pairs or couples.

My investigations have related chiefly to *Cystobia irregularis*, parasitic in *Holothuria Forskali*, originally described by MINCHIN [2], and to a new species, *C. Minchinii*, which has a most peculiar habitat

[1] From νεος yound and and γαμος marriage.on the analogy of Neosporida. I am indebted to Prof. Minchin for suggesting this appropriate and convenient term.

[2] MINCHIN, E.-A. — *Quart. J. Micr. Sc.*, 34. 1893, p. 279.

in *Cucumaria pentactes* and *C. Planci*. All the material was collected at Plymouth. These Holothurians have a very localized and restricted distribution in that neighbourhood, the *Cucumariæ* being particularly scarce and the percentage of infected animals small, so that, — especially in the case of the new form, — I have not yet been able to obtain all the stages I should have liked. In this note, I will principally consider, briefly, the trophic stages of the parasites. Methods of examining and of technique will be fully dealt with in the detailed account.

C. irregularis lives either in the lumen of, or attached to, the blood-vessels. There is no definite relation between the growth, or period in the life-history, of the animals and the time of their evagination of the wall of the vessel. They may either come out when quite minute, or, on the other hand, they may commence sporulation while still in the lumen. The parasites are never free in the cœlome.

C. Minchinii exhibits a novel variety of the accidental or casual method of infection, in that the spores enter the host at its postérior end, through the cloacal aperture. They are sucked up by the inhalant current into the respiratory trees, in the branches of which they are some times abundant. The sporozoïtes, liberated, doubtless, by the action of the excretory acids known to occur in the trees, pass at once into the tissue of the wall, where, as trophozoïtes, they grow to a considerable size, becoming perfectly spherical in shape. Besides this position, the parasites are also found attached to the cœlomic epithelium of the body-wall, of the retractor-muscles and of various more or less vascular strands which cross the body-cavity, chiefly in the hinder part. They are never in, or in any way related to, the vascular system proper in connection with the gut, and, obviously, do not reach the site of infection by way of the mouth and intestine, as does the other species. This diversity is explained by the different mode of feeding of the two hosts.

The *Cystobiae* in one of these last-described situations exhibit the typical adult gregariniform shape, — here, elongate-ovoid. The parasites, — probably when young, before becoming large and spherical — pass through the wall of the tree into the body-cavity and are passively carried about by the movements of the cœlomic fluid, till they touch a suitable place, to which they at once adhere, doubtless by means of a little secretion. I have never seen any free in

the cœlome. At the same time the *Cystobia* incites the epithelium to proliferate, with the result that a stalk is formed into which the parasite commences to invaginate itself, as if it would reach the underlying connective tissue. The distal extremity of the stalk thus becomes expanded, and together with the Gregarine markedly resembles an egg-cup containing an egg. There is not the slightest doubt that the parasite is entering and not coming out. It is the exact reverse of the evagination-process met with in *C. irregularis*. The later stages constitute more an overgrowing and surrounding of the parasite by the epithelium and connective-tissue of the host than any further inpushing on the part of the Gregarine itself, which only rarely occurs to any extent. The parasite becomes at length completely encysted and ready for sporulation.

The adults of *C. irregularis* are perfectly regular in form and beautifully ovoid. Owing, however, to their delicate external layer (correlated with which is their non-motility) almost the least touch causes deformation, whence has resulted, unfortunately, the specific name. In *C. irregularis* the two associates are sometimes separated by a distinct septum and sometimes not, which is dependent on the time of their union. In either case, however, the adult couple, — when the union has proceeded as far as, in that pair, it is going to, — presents superficially quite the aspect of a monocystid Gregarine. In *C. Minchinii* we have one of the most advanced instances of neogamy yet known, the fusion taking place almost at the commencement of the life-cycle, when the parasites are scarcely more than sporozoïtes, and comprising an absolute union of the two cytoplasms, the nuclei alone remaining distinct. Here the fusion is longitudinal, that is side-by-side, while in *C. irregularis* it is end-to-end. These variations are very important in connection with a study of the general significance of association, which will be fully discussed in the detailed memoir when other *Cystobiae*, and also *Diplocystis*, will be considered. (I have recently come across a *Diplocystis*, apparently *D. Schneideri* of Kunstler, in a new host, *Periplaneta orientalis*). I will only mention here that I regard this extremely precocious association as an adaptation on the part of the parasites to *ensure a suitable association*, which would otherwise be rendered very difficult by the loss of motility characterizing these cœlomic forms. Successive phylogenetic steps in the increasing intimacy of the process are seen in *D. major*, *D. minor*, and *D. Schneideri*. As I hope to

shew subsequently I consider association, whether temporary (?) or, as in the great majority of cases, permanent and then leading to conjugation in the true sense, to be necessary in Gregarines for successful sporulation i. e. for the formation of gametes. This is correlated with the (secondary) absence of differentiation in the sexual elements of a great many, especially monocystid, forms; — in other words, with the reduction from anisogamy to disogamy. The latter, therefore, is to be regarded as the more *modified*, not the more primitive, condition in this order.

Although it is in studying nuclear multiplication and sporulation that the difficulty of securing material at any time has been particularly felt, yet I have obtained sufficient stages to shew that *C. irregularis* presents several points of interest in this respect. The earlier nuclear divisions, so far as I have seen, are completely amitotic, the later ones, on the other hand, being mitotic, with large and apparent centrospheres. Isolated centrospheres scattered about the cytoplasm are by no means unfrequent. A certain number of large nuclei remain over unused, taking no part in sporoblast-formation. The primary sporoblasts or gametes are completely isogamous, and the conjugation phenomena strikingly recall those of *Monocystis* as described by Cuénot[1].

Spore and sporozoïte-formation follow the usual plan. The spore-membrane is without any valves, but there is a deeply staining plug or cap closing the mouth of the inner spore-membrane — the endospore — at the funnel end, which is doubtless dissolved by the digestive juices of the fresh host, thus allowing the sporozoïtes to pass out.

---

[1] Cuénot, L. — *Arch. de Biol.* 17, 1901, p. 589.

REVUES CRITIQUES

XXIII

QUESTIONS RELATIVES AUX CELLULES MUSCULAIRES[1]

par A. PRENANT

Professeur à l'Université de Nancy

IV. — La Substance musculaire

§ 1

STRUCTURE DE LA SUBSTANCE MUSCULAIRE (Suite)

2° Fibrilles

A. EXISTENCE ET PRÉEXISTENCE DES FIBRILLES.

La différenciation de fibrilles est pour l'élément musculaire presque une nécessité fonctionnelle, elle est un postulat physiologique dont HEIDENHAIN (1899 *a*) a fait ressortir la valeur, inscrite aussi en tête de cette série de notes. Aucune théorie physiologique sérieuse de la contraction musculaire ne peut, en effet, se passer d'admettre, ainsi que HEIDENHAIN l'observe avec raison, que les particules contractiles offrent une disposition sériée, parallèle au sens même de la contraction, bref qu'elles sont disposées sous forme de fibrilles. En se plaçant d'ailleurs au point de vue de la genèse mécanique de la structure cellulaire, on ne voit pas pourquoi, remarque encore le même auteur, puisque le tendon, les aponévroses, l'os même, disposent leurs fibres dans le sens de l'action mécanique, il n'en serait pas de même pour le muscle. On peut donc penser que la même force physique intervenant doit influencer le muscle et le tendon de la même façon, en orientant leurs parties élémentaires dans la direction même de l'action de la force.

La conception d'après laquelle la substance musculaire fonctionnelle possède une structure fibrillaire, bref la *théorie fibrillaire* du muscle, n'est pas seulement la plus satisfaisante au point de vue théorique, mais encore la mieux établie par les faits. Elle mérite aussi la première place par son ancienneté, puisque l'existence des fibrilles musculaires a été sinon constatée du moins admise il y a plus d'un demi-siècle déjà (SCHWANN, VALENTIN et HENLE, KÖLLIKER). Elle a été presque universellement adoptée et est devenue classique. Bien peu d'auteurs récents se sont refusés à admettre l'existence des fibrilles musculaires. On peut citer parmi ces opposants : CARNOY (1884) MELLAND (1885), MARSHALL (1888), VAN GEHUCHTEN (1886, 1887, 1888), RAMON Y CAJAL (1888), BÜTSCHLI (1892), c'est-à-dire en général les partisans de la théorie réticulaire ou

[1] Voir NOTES ET REVUE, 1903, Nos 3, 4, 5, 6 7 et 1904, Nos 6 et 7.

alvéolaire du muscle, d'après lesquels la substance musculaire possède comme le cytoplasme ordinaire une constitution réticulaire ou alvéolaire et pour lesquels les fibrilles sont un produit artificiel de préparation [1].

Dès qu'on eût constaté dans les préparations histologiques l'existence des fibrilles musculaires, une double question se posa.

En premier lieu, ces prétendues fibrilles sont-elles bien des fibrilles, c'est-à dire des éléments filamenteux primitifs en lesquels, en dernière analyse, se décompose la substance musculaire ? Les fibrilles observées sont-elles irréductibles ? Il a été bien vite reconnu qu'en réalité les vraies fibrilles sont tellement fines qu'on ne les distingue le plus souvent pas ; ce qu'on prenait pour des fibrilles, ce sont en réalité des groupes, des fascicules de fibrilles, auxquels on a donné le nom de *cylindres primitifs* (Leydig) ou de *colonnettes musculaires* (Kölliker). Il va de soi que les constatations faites sur des faisceaux fibrillaires ne pourraient s'appliquer en toute rigueur aux fibrilles mêmes qui les composent. Comme il y a lieu cependant de supposer que les colonnettes musculaires, étant des faisceaux fibrillaires, ne sont rien de plus qu'un multiple de fibrilles, il sera permis dans la description de parler indifféremment de colonnettes et de fibrilles. Ce sera d'autant plus admissible qu'il n'y a pas de limites tranchées entre les colonnettes et les fibrilles. Il n'y a pas, en effet, entre elles de différences absolues de taille ; les fibrilles ont un calibre variable de moins d'1 μ jusqu'à 3 et 4 μ. Les fibrilles peuvent aussi prendre diverses formes et reproduire très bien celles des colonnettes musculaires.

On peut se demander si la plupart de ces prétendues fibrilles, sinon toutes, loin d'être des filaments irréductibles, des fibrilles primitives, ne sont pas décomposables en fils beaucoup plus fins, et ne sont, par conséquent, pas à leur tour des faisceaux fibrillaires, des colonnettes musculaires. Apathy (1892, 1893, 1902) admet que les fibrilles musculaires, qu'il appelle *fibrilles primitives*, sont décomposables en éléments plus fins, qu'il nomme *fibrilles élémentaires*. Pour Heidenhain (1899 *a*) il n'y a pas de limites dans la divisibilité des fibrilles constitutives du muscle : les plus fines que nous puissions distinguer se composent encore de filaments plus ténus.

Une seconde question s'est posée. C'est de savoir si les fibrilles (ou les colonnettes) sont bien des éléments préexistants, présents dans la fibre vivante, ou bien si leur apparition n'est que secondaire et due aux réactifs. Presque tous les auteurs se sont prononcés en faveur de l'existence ou même de la préexistence des fibrilles.

Elle peut être reconnue de diverses façons : par l'observation directe faite même sur le vivant, par l'emploi de certains réactifs fixateurs et colorants, et dans des circonstances variées particulièrement favorables.

L'observation banale des fibres musculaires fixées permet de se convaincre de l'existence des fibrilles.

[1] Les diverses théories émises sur la structure de la substance musculaire seront exposées et discutées dans une note ultérieure.

Traitée par les réactifs ordinaires, la fibre musculaire offre toujours une striation longitudinale, premier indice de sa structure fibrillaire. Mais certains réactifs, tels que l'alcool, les acides faibles comme les acides minéraux étendus et l'acide salicylique (NASSE 1878, FROHNER 1878), facilitent et exagèrent beaucoup la décomposition longitudinale, fibrillaire, de l'élément musculaire, et sont dans ce but couramment employés. Facile à constater dans les fibres musculaires striées des Vertébrés et dans les fibres d'Invertébrés, la fibrillation est plus difficile à observer dans les fibres lisses des Vertébrés, où elle a été reconnue, par exemple, par RANVIER (1875), FLEMMING (1876), KÖLLIKER (1882), H. MARTIN (1884), HEIDENHAIN (1901), BENDA (1902), SCHAPER (1902).

Par le perfectionnement des méthodes de coloration, on a réussi dans ces derniers temps à colorer les fibrilles d'une manière distincte et à les rendre ainsi séparément visibles au sein de la cellule musculaire. C'est APATHY (1892, 1893) qui, par une technique spéciale, a obtenu dans ce sens les résultats les plus nets (fig. 1). L'emploi, devenu aujourd'hui journalier, du procédé de coloration par l'hématoxyline ferrique de HEIDENHAIN-BENDA donne les images précises que tout le monde connaît.

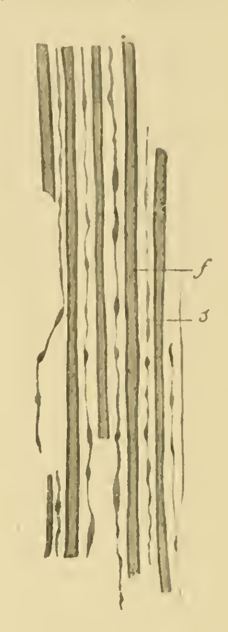


Fig. 1

FIG. 1. — Portion de l'écorce contractile d'une cellule musculaire d'*Ascaris lumbricoides*. — *f*, fibrilles ou bandelettes contractiles; *s*, bandelettes sarcoplasmiques dans les interstices des fibrilles, contenant un filament moniliforme plus sombre ou « ligne moyenne » des auteurs. D'après APATHY (1893). Liq. de Müller. Sirop de gomme, × 2200.

On peut se rendre compte de l'existence des fibrilles dans diverses circonstances favorables.

Il arrive quelquefois que les fibrilles se déplacent parallèlement en glissant les unes sur les autres, comme l'ont constaté autrefois déjà SCHWANN (1840), ROLLETT (1857), WAGENER (1873), ce qui met en évidence leur existence propre.

L'indépendance des fibrilles peut être rendue apparente d'une autre façon. Il est des fibres musculaires qui se ramifient à leurs extrémités et dont les ramifications se montrent formées de colonnettes ou même de fibrilles isolées. Cette disposition a été notamment maintes fois constatée dans les cas nombreux où les muscles s'attachent aux téguments.

Les fibrilles peuvent aussi apparaître distinctes, quand un corps étranger les écarte les unes des autres ; c'est ainsi que VAN REES (1886) les a vues dissociées par le parasite *Myoryctes Weismannii*, qui se loge entre elles, dans le sarcoplasme interfibrillaire.

alvéolaire du muscle, d'après lesquels la substance musculaire possède comme le cytoplasme ordinaire une constitution réticulaire ou alvéolaire et pour lesquels les fibrilles sont un produit artificiel de préparation [1].

Dès qu'on eût constaté dans les préparations histologiques l'existence des fibrilles musculaires, une double question se posa.

En premier lieu, ces prétendues fibrilles sont-elles bien des fibrilles, c'est-à-dire des éléments filamenteux primitifs en lesquels, en dernière analyse, se décompose la substance musculaire ? Les fibrilles observées sont-elles irréductibles ? Il a été bien vite reconnu qu'en réalité les vraies fibrilles sont tellement fines qu'on ne les distingue le plus souvent pas ; ce qu'on prenait pour des fibrilles, ce sont en réalité des groupes, des fascicules de fibrilles, auxquels on a donné le nom de *cylindres primitifs* (Leydig) ou de *colonnettes musculaires* (Kölliker). Il va de soi que les constatations faites sur des faisceaux fibrillaires ne pourraient s'appliquer en toute rigueur aux fibrilles mêmes qui les composent. Comme il y a lieu cependant de supposer que les colonnettes musculaires, étant des faisceaux fibrillaires, ne sont rien de plus qu'un multiple de fibrilles, il sera permis dans la description de parler indifféremment de colonnettes et de fibrilles. Ce sera d'autant plus admissible qu'il n'y a pas de limites tranchées entre les colonnettes et les fibrilles. Il n'y a pas, en effet, entre elles de différences absolues de taille ; les fibrilles ont un calibre variable de moins d'1 μ jusqu'à 3 et 4 μ. Les fibrilles peuvent aussi prendre diverses formes et reproduire très bien celles des colonnettes musculaires.

On peut se demander si la plupart de ces prétendues fibrilles, sinon toutes, loin d'être des filaments irréductibles, des fibrilles primitives, ne sont pas décomposables en fils beaucoup plus fins, et ne sont, par conséquent, pas à leur tour des faisceaux fibrillaires, des colonnettes musculaires. Apathy (1892, 1893, 1902) admet que les fibrilles musculaires, qu'il appelle *fibrilles primitives*, sont décomposables en éléments plus fins, qu'il nomme *fibrilles élémentaires*. Pour Heidenhain (1899 *a*) il n'y a pas de limites dans la divisibilité des fibrilles constitutives du muscle ; les plus fines que nous puissions distinguer se composent encore de filaments plus ténus.

Une seconde question s'est posée. C'est de savoir si les fibrilles (ou les colonnettes) sont bien des éléments préexistants, présents dans la fibre vivante, ou bien si leur apparition n'est que secondaire et due aux réactifs. Presque tous les auteurs se sont prononcés en faveur de l'existence ou même de la préexistence des fibrilles.

Elle peut être reconnue de diverses façons : par l'observation directe faite même sur le vivant, par l'emploi de certains réactifs fixateurs et colorants, et dans des circonstances variées particulièrement favorables.

L'observation banale des fibres musculaires fixées permet de se convaincre de l'existence des fibrilles.

[1] Les diverses théories émises sur la structure de la substance musculaire seront exposées et discutées dans une note ultérieure.

Traitée par les réactifs ordinaires, la fibre musculaire offre toujours une striation longitudinale, premier indice de sa structure fibrillaire. Mais certains réactifs, tels que l'alcool, les acides faibles comme les acides minéraux étendus et l'acide salicylique (NASSE 1878, FROHNER 1878), facilitent et exagèrent beaucoup la décomposition longitudinale, fibrillaire, de l'élément musculaire, et sont dans ce but couramment employés. Facile à constater dans les fibres musculaires striées des Vertébrés et dans les fibres d'Invertébrés, la fibrillation est plus difficile à observer dans les fibres lisses des Vertébrés, où elle a été reconnue, par exemple, par RANVIER (1875), FLEMMING (1876), KÖLLIKER (1882), H. MARTIN (1884), HEIDENHAIN (1901), BENDA (1902), SCHAPER (1902).

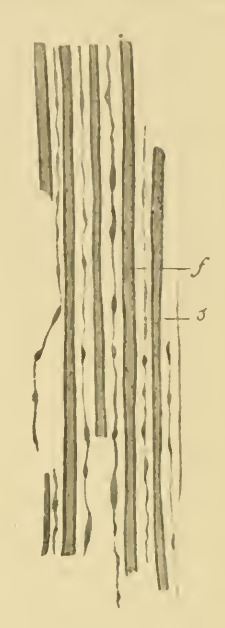


Fig. 1

FIG. 1. — Portion de l'écorce contractile d'une cellule musculaire d'*Ascaris lumbricoides*. — *f*. fibrilles ou bandelettes contractiles; *s*. bandelettes sarcoplasmiques dans les interstices des fibrilles, contenant un filament moniliforme plus sombre ou « ligne moyenne » des auteurs. D'après APATHY 1893 (Liq. de Müller. Sirop de gomme. × 2200.

Par le perfectionnement des méthodes de coloration, on a réussi dans ces derniers temps à colorer les fibrilles d'une manière distincte et à les rendre ainsi séparément visibles au sein de la cellule musculaire. C'est APATHY (1892, 1893) qui, par une technique spéciale, a obtenu dans ce sens les résultats les plus nets (fig. 1). L'emploi, devenu aujourd'hui journalier, du procédé de coloration par l'hématoxyline ferrique de HEIDENHAIN-BENDA donne les images précises que tout le monde connaît.

On peut se rendre compte de l'existence des fibrilles dans diverses circonstances favorables.

Il arrive quelquefois que les fibrilles se déplacent parallèlement en glissant les unes sur les autres, comme l'ont constaté autrefois déjà SCHWANN (1840), ROLLETT (1857), WAGENER (1873), ce qui met en évidence leur existence propre.

L'indépendance des fibrilles peut être rendue apparente d'une autre façon. Il est des fibres musculaires qui se ramifient à leurs extrémités et dont les ramifications se montrent formées de colonnettes ou même de fibrilles isolées. Cette disposition a été notamment maintes fois constatée dans les cas nombreux où les muscles s'attachent aux téguments.

Les fibrilles peuvent aussi apparaître distinctes, quand un corps étranger les écarte les unes des autres : c'est ainsi que VAN REES (1886) les a vues dissociées par le parasite *Myoryctes Weismannii*, qui se loge entre elles, dans le sarcoplasme interfibrillaire.

En injectant dans les muscles *intra vitam* des substances colorées telles que du carmin d'indigo, L. GERLACH (1876) et ARNOLD (1876) ont vu la matière colorante se répandre entre les fibrilles qu'elle isole ainsi les unes des autres. L'observation et la distinction des fibrilles ont pu être faites, du reste, sur le frais et même à l'état vivant et sans le secours d'aucun artifice par plusieurs auteurs (KEFERSTEIN 1859, KÖLLIKER 1866, HENSEN 1868, W. KRAUSE 1868-1871, C. SACHS 1872, RETZIUS 1890) et surtout WAGENER (1872 *c*, 1873 *d*, 1874 *a*). Ce dernier a observé directement les fibrilles sur des Copépodes transparents et sur des larves de *Corethra plumicornis*, et les a vues s'écarter les unes des autres pendant la contraction ; sur les muscles polygastriques de la queue des têtards de Grenouille il a pu suivre isolément des fibrilles musculaires très fines jusque dans la substance tendineuse.

Il existe d'ailleurs dans la nature, à l'état parfaitement autonome, des fibrilles ou des colonnettes musculaires réduites à quelques fibrilles. C'est le cas des muscles thoraciques des ailes chez un grand nombre d'Insectes. Ces muscles, dont la description sera donnée plus tard, se montrent naturellement décomposés en fibrilles ; et il est même très difficile de les voir autrement que sous cet état de décomposition fibrillaire, si bien que leur constitution cellulaire a été longtemps méconnue et qu'on les désigne encore fréquemment aujourd'hui sous le nom de muscles fibrillaires.

L'existence de ces muscles fibrillaires a toujours été l'un des principaux arguments invoqués par les défenseurs de la théorie fibrillaire du muscle, notamment par KÖLLIKER.

Il convient d'ajouter encore un fait à l'appui de l'existence indépendante des fibrilles. C'est la présence de « membranes latérales », qui limitent ces fibrilles, et que DÖNITZ (1872), SACHS (1872), MERKEL (1872), A. SCHAFER (1873), W. KRAUSE (1873), VAN GEHUCHTEN (1888 *d*), RUTHERFORD (1890, 1897), MAC DOUGALL (1898) ont constatées soit sur des fibrilles isolées des muscles thoraciques d'Insectes, soit même sur celles des muscles ordinaires. Il est vrai que la plupart des histologistes, entre autres ENGELMANN, KÖLLIKER, WAGENER (1883), CAJAL (1888), RETZIUS (1890), HEIDENHAIN (1899 *a*) ont nié ces membranes latérales, ou les ont interprétées autrement que comme membranes limitantes appartenant en propre aux fibrilles.

Enfin, en faveur de la réalité des fibrilles, il ne faut pas oublier l'argument embryologique. Plusieurs auteurs, en effet, qui sont cités aux pages V-VII de cette revue, ont assisté directement à la genèse des fibrilles. WAGENER (1874 *b*), dans des cas de régénération des muscles consécutive au typhus abdominal, avait vu les fibrilles paraître dans les éléments néoformés comme des stries fines et lisses, isolées, qui s'épaississent ensuite et acquièrent une situation transversale.

De cet imposant faisceau de preuves variées résulte la notion de l'existence et même de la préexistence des fibrilles musculaires ou tout au moins des colonnettes ou faisceaux fibrillaires.

B. Caractères des fibrilles musculaires.

1° *Caractères généraux des fibrilles.*

Les fibrilles musculaires sont des filaments extrêmement fins, mesurant en général moins de 1 μ de diamètre : ils sont groupés parallèlement les uns aux autres en colonnettes ou fascicules musculaires dirigés suivant l'axe de la fibre musculaire. Leur calibre est d'après Apathy (1889) en rapport direct avec celui de la fibre elle-même. En raison de leur diamètre très minime, on n'est pas toujours certain, dans les observations ordinaires, d'avoir sous les yeux de véritables fibrilles ; et des colonnettes peuvent bien souvent en imposer pour des fibrilles et ont été, en fait, fréquemment prises pour telles. Certaines fibrilles, prétendues telles, celles des muscles thoraciques des Insectes, par exemple, ont par rapport à celles des autres muscles des dimensions considérables et peuvent atteindre 4 μ; mais il est aujourd'hui établi que ces prétendues fibrilles sont en réalité des colonnettes musculaires, peu distinctement fibrillées et paraissant indivises.

Si ce sont là de trop gros filaments pour qu'ils puissent représenter des fibrilles, quelles sont, d'autre part, les fibrilles les plus fines qu'on a pu observer ? Martin (1882) admet comme diamètre minimum des fibrilles celui de 0,2 μ : Apathy 1889-1902 a réussi à voir des myofibrilles de 0,2 μ de diamètre. D'une façon générale, les « fibrilles primitives » d'Apathy ne sont pas pour lui les filaments de structure les plus fins qu'on puisse reconnaître dans la substance musculaire ; car ces fibrilles primitives sont à leur tour composées de fibrilles « élémentaires ». En se plaçant à un point de vue plus général encore, Ranvier (1880) et Heidenhain (1899 *a*, 1902) ont pu se demander hypothétiquement si les plus fines fibrilles observables, celles qui ne mesurent que 0,2, et qui sont, comme l'observe Heidenhain (1902) à la limite de visibilité ou plutôt de distinction, ne sont pas déjà des faisceaux, des colonnettes musculaires, composées de fibrilles plus fines encore (« fibricules » de Ranvier, « fibrillules » de Haswell). Car, dit Ranvier, « nous ignorons, en réalité, le point où la substance contractile cesse d'être divisible ou clivable dans le sens longitudinal ». En reculant toujours, dit à son tour Heidenhain, les dimensions de la fibrille microscopique, on arriverait jusqu'à la « fibrille moléculaire », véritable terme de l'analyse et véritable fibrille primitive.

Cette fibrille moléculaire, Engelmann l'avait conçue et l'avait placée à la base de ses travaux sur la substance musculaire. Il se la représentait comme formée de particules contractiles ou « inotagmes », disposées en une série longitudinale. Cette conception hypothétique demeure encore la meilleure représentation que l'on possède sur la structure intime de la substance musculaire.

On admet généralement que les fibrilles musculaires sont de forme prismatique ou cylindrique et de calibre régulier. Mais, pour certains auteurs (Schwann, Bowmann, Valentin, Kölliker, Wagener, Haycraft, Rutherford), les fibrilles sont variqueuses, formées d'articles alternative-

ment épais et rétrécis. Plusieurs ont voulu expliquer uniquement par cet état variqueux l'aspect transversalement strié, la striation transversale, propre aux fibrilles des fibres musculaires striées. HAYCRAFT (1891) a pensé pouvoir vérifier cette explication par une ingénieuse expérience ; il a produit sur une plaque mince de collodion non encore complètement sèche des empreintes de fibres musculaires striées ; par l'examen microscopique de la plaque il a constaté que l'empreinte décelait des fibrilles variqueuses, et il a conclu que la prétendue striation transversale était due en réalité à des varicosités de la fibrille.

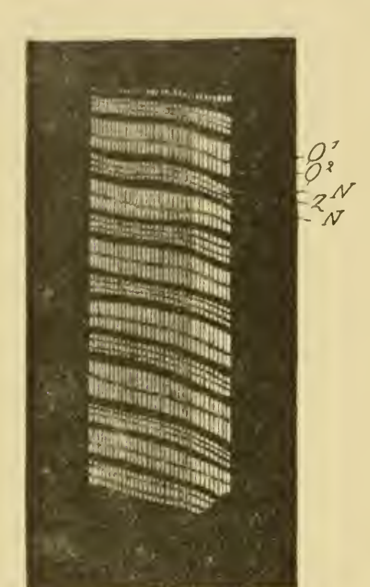


Fig. 2

FIG. 2. — Fibre musculaire de *Lucanus cervus* examinée au spectropolarisateur. Alternance dans les fibrilles de parties biréfringentes et monoréfringentes. Les disques Q¹, Q¹, N, Z rétablissent la lumière ; les autres demeurent obscurs. D'après ROLLETT (1885). Dans la figure originale les parties laissées ici en clair sont coloriées en vert.

Dans leur ensemble, les fibrilles se distinguent par leur réfringence; grâce à cette propriété elles se détachent sur le fond moins brillant de la cellule musculaire.

Elles sont aussi colorables électivement, et par là se distinguent nettement du sarcoplasme où elles sont plongées.

Sous le rapport de leur caractère optique et aussi de leur propriété de colorabilité, les fibrilles se divisent en deux catégories. Les unes, qui n'existent que dans les fibres dites lisses, sont homogènes, uniformément réfringentes et également colorables sur toute leur longueur. Les autres, qui caractérisent les fibres striées, sont hétérogènes et se décomposent en articles successifs, alternativement clairs et obscurs, mono et biréfringents à la lumière polarisée, faiblement et fortement colorables. C'est cette différence de nature des fibrilles musculaires qui sert de base à la distinction classique de deux formes de substance musculaire, de deux espèces de fibres musculaires : la *substance* et la *fibre lisse*, la *substance* et la *fibre striée*.

Cette distinction doit être examinée de plus près sur les divers points où on a voulu l'établir.

Les fibrilles striées sont formées de parties alternativement claires et obscures, comme DOBIE (1849) et ROLLETT (1857) l'ont reconnu les premiers. ROLLETT montra qu'elles sont segmentées en articles substantiellement et optiquement différents, les uns formant la substance prin-

cipale des fibrilles, les autres représentant simplement une substance intermédiaire. L'hétérogénéité substantielle des fibrilles striées fut généralement admise, et certains auteurs firent même de la succession régulière de parties matérielles différentes la caractéristique de toute substance non seulement musculaire mais même contractile. (H. Martin 1882).

Bientôt la différence optique s'accusa davantage encore, par l'emploi d'un nouveau mode d'investigation. Brücke (1858), par ses études sur la biréfringence et sur la répartition du caractère biréfringent dans les muscles, ajouta une nouvelle distinction entre les segments, montrant que les uns, les segments clairs, sont monoréfringents, que les autres, les segments foncés, sont au contraire biréfringents, quand on les examine à la lumière polarisée. Engelmann (1871-1873) confirma cette distinction et reconnut à son tour des parties monoréfringentes ou isotropes et des parties biréfringentes ou anisotropes (fig. 2).

C'est par la succession régulière de ces parties monoréfringentes et biréfringentes qu'Amici (1858) prétendait expliquer les varicosités des fibrilles, qui agissant comme des lentilles cylindriques donneraient l'impression d'articles tour à tour minces et épais. Pour Merkel (1872-1873), la superposition d'articles faiblement et fortement réfringents forme un système de faces plan-parallèles réfléchissantes, tel que les rayons qui tombent à angle très aigu sur ces faces doivent éprouver une réflexion totale à leur passage du milieu plus dense dans le milieu plus clair ; il en résulte, dans l'image microscopique, la formation de bandes transversales, qui, bien qu'en rapport avec l'existence de bandes réelles claires et obscures, n'en sont pas moins, par leur mode de production, un effet optique. Nasse (1882) a voulu voir dans une différence de nature chimique la cause de la différence optique des segments : pour lui, la substance biréfringente serait identique à la myosine, car les solutions salines, qui détruisent la myosine, sont aussi celles qui nuisent le plus à la biréfringence du muscle frais. Ranvier (1880) a donné une explication physique de la biréfringence des fibrilles. Sur un muscle bien tendu la fibrille est selon lui biréfringente dans toute son étendue. On peut expliquer par la comparaison avec les phénomènes suivants comment il se fait qu'habituellement elle ne jouit pas de la biréfringence dans toutes ses parties. On sait qu'une lame de verre est monoréfringente, mais que cette lame courbée devient biréfringente. Le caoutchouc non vulcanisé (de bouteille), étendu sur une plaque mince, est monoréfringent. Si on l'étire en une bande et qu'on le refroidisse dans cette situation, il devient rigide et perd son élasticité, en même temps qu'il acquiert la biréfringence. Pour lui rendre son élasticité, il suffit de chauffer entre les doigts le caoutchouc à 36° ; à ces endroits, il devient élastique et isotrope, et produit sous le doigt un centre de contraction. Si l'on reproduit l'expérience de distance en distance le long de la bande, on décompose cette bande en centres élastiques alternant avec des centres rigides. Une lame de caoutchouc rigidifiée

sera composée après cette opération de segments rigides et de segments élastiques isotropes. Donc la propriété de double réfraction acquise par le caoutchouc étiré et rendu rigide est fonction d'une modification moléculaire, d'un étirement, d'une orientation de la masse des molécules. Se fondant sur cette expérience qui réalise la biréfringence par un mode de production bien connu des physiciens, RANVIER conclut que la double réfraction n'entraînait pas nécessairement la contractilité, et BRÜCKE a eu tort de dire que tous les éléments biréfringents étaient contractiles.

Des observations récentes d'ENRIQUES (1901) donnent au contraire à penser que la biréfringence est due dans le muscle à la présence d'une substance biréfringente spéciale. En étudiant le développement postlarvaire des Mouches, cet auteur a vu apparaître dans les fibres musculaires larvaires en voie de disparition, dites sarcolytes, une substance cristallisable, qui paraît au moment où la striation disparaît dans ces fibres et où la substance biréfringente cesse d'être visible. Il conclut que cette matière cristallisable provient de la substance biréfringente des muscles.

Quant au caractère de colorabilité, on constata, et c'est aujourd'hui une observation banale, que les articles clairs et monoréfringents sont aussi ceux qui se colorent avec le moins d'intensité, tandis qu'on peut colorer fortement, par les carmins ou l'hématoxyline, et même électivement par la safranine ou l'hématoxyline ferrique, les articles sombres et biréfringents.

Ainsi la distinction des fibrilles homogènes et des fibrilles hétérogènes ou striées reposerait sur trois caractères au moins : l'aspect à la lumière ordinaire, l'aspect à la lumière polarisée, la colorabilité. Cette distinction, qui est classique, correspond à celle de deux catégories bien tranchées, irréductibles, de substance musculaire, la substance lisse et la substance striée.

Quant à la différenciation dans la substance striée de deux substances claire et sombre, isotrope et anisotrope, peu et très colorable, on tend aujourd'hui à l'attribuer, non pas à une différence de nature entre les deux substances, ni à une orientation moléculaire différente, mais à une inégalité de densité : la substance claire, isotrope, peu colorable, serait plus riche en eau ; la substance sombre, anisotrope, fortement colorable, serait plus pauvre en eau.

La distinction classique de deux ordres de fibrilles, les unes à substance homogène, les autres à substance hétérogène, n'a pas été admise par tous les auteurs.

Quelques-uns ont prétendu que les fibrilles striées elles-mêmes sont homogènes, et que les caractères optiques et réactionnels qui les séparent des fibrilles lisses sont imputables aux seules varicosités qu'elles présentent.

Ainsi, d'après WAGENER (1872), HAYCRAFT (1881), KLEIN (1881), la striation transversale est uniquement due aux varicosités des fibrilles et aux

phénomènes de réfraction qui en résultent, et la substance est la même dans les parties renflées et dans les parties minces ; la fibrille musculaire est toute entière biréfringente.

La striation transversale, observée dans les fibres de certains Invertébrés a été attribuée par plusieurs auteurs (par ex. Rouget 1881, Rohde 1885, Jourdan 1887-1895) à l'état de contraction des fibres.

D'autres, comme H. Martin (1882), n'ont admis aucune différence essentielle de structure entre la substance musculaire lisse et la substance musculaire striée et les ont considérées toutes deux comme formées de fibrilles hétérogènes, dans lesquelles se succèdent régulièrement des granules biréfringents sombres et colorables et des articles formés de matière claire, monoréfringente et peu colorable.

Cette question de la distinction réelle de la substance lisse et de la substance striée est actuellement très difficile à trancher, parce que l'étude des fibres dites striées des Invertébrés, qui serait très fructueuse à cet égard, n'a pas encore été faite avec le secours des procédés perfectionnés de la technique histologique moderne. On retrouvera cette question dans un article qui sera consacré aux fibres musculaires des Invertébrés.

Il paraît en tous cas inexact, dans l'état actuel de nos connaissances, d'appliquer aux éléments, aux fibres musculaires, la distinction des deux sortes de substances, lisse et striée, et des deux espèces lisse et striée, de fibrilles. Il y a, en effet, dans ce qu'on entend habituellement par fibre striée, dans celle d'un Vertébré ou d'un Insecte, autre chose que l'effet total produit par la striation de ses fibrilles constitutives ; il y a un élément dû à la structure cellulaire elle-même. Par contre, il est possible que chez beaucoup d'Invertébrés des fibres considérées à un examen superficiel comme striées et comme identiques aux précédentes, en diffèrent cependant essentiellement, en ce que leur striation ne serait faite que de celles des fibrilles mêmes qui les constituent. Aussi Haswell (1889) a-t-il pu distinguer deux sortes de fibres striées en général : celles du « type simple » et celle du « type composé ». Les premières (celles des Invertébrés en général) ne doivent leur striation qu'aux particularités de structure offertes par les fibrilles ; dans les secondes (celle des Vertébrés et des Arthropodes, celles de la trompe des Syllides), la striation est due, en outre, à la présence de réseaux transversaux, le cytoplasme venant compliquer la striation fibrillaire. On a donc eu le tort, et c'est un tort que des recherches ultérieures doivent réparer, de transporter sans plus ample informé, aux fibres des Invertébrés la dénomination usitée pour les fibres striées des Vertébrés et de parler de fibres striées des Invertébrés. Pour éviter toute confusion, on pourrait, quand il s'agit des fibrilles et de la substance, opposer l'un à l'autre les termes d'homogène et d'hétérogène ; quand c'est entre les éléments, entre les fibres qu'il faut faire une distinction, on pourrait distinguer des fibres lisses ou à fibrilles homogènes, des fibres à fibrilles hétérogènes, enfin des fibres striées proprement dites à fibrilles hété-

rogènes et à substance cellulaire striée (PRENANT **1901**) ; les prétendues fibres striées des Invertébrés se rangeraient provisoirement dans la seconde catégorie, jusqu'à ce qu'on ait décelé en elles la structure cellulaire qui caractérise les fibres de la troisième section, celles des Arthropodes et des Vertébrés.

XXIV

BIBLIOTHÈQUE DU LABORATOIRE ARAGO [1]

MÉMOIRES ET VOLUMES ISOLÉS

H (*Suite*)

HUBRECHT (A.-W.). — Die erste Anlage der Hypoblastes bei den Säugetieren, Iena, 1888.

HUBRECHT (A.-W.). — The genera of European Nemerteans critically revised, with description of several new species. Leiden.

HUBRECHT (A.-W.). — *Proneomenia Sluiteri* gen. et sp. n. with remarks upon the Anatomy and Histology of the Amphineura, Leyden.

HUMBERT (A.). — Note sur l'accouplement et la ponte des *Glomeris*, Genève 1872.

HUOT (A.). — Recherches sur les Poissons lophobranches, Paris, 1902.

HURST (C.-H.). — Biological Theories. The nature of heredity, Londres, 1892.

HURST (C.-H.). — Biological Theories, The evolution of heredity, Londres, 1892.

HURST (C.-H.). — A Junior Course of pratical zoology, London, 1895.

HUXLEY (T.-H.). — Observations upon the Anatomy and Physiology of *Salpa* and *Pyrosoma*, London, 1851.

HUXLEY (Th.-H.). — On the Morphology of the Cephalous Mollusca as illustrated by the Anatomy of certain Heteropoda and Pteropoda collected during the voyage of H. M. S. " Rattlesnake " in 1846-50, London, 1853.

HUXLEY (T.-H.). — On the Identity of Structure of Plants and Animals, London, 1853.

HUXLEY (Th.-H.). — On the Theory of the vertebrate Skull, London, 1858.

HUXLEY (Th.). — On the agamic reproduction and morphology of *Aphis*, London, 1858.

HUXLEY (T.-H.). — On some points in the Anatomy of *Nautilus pompilius*, London, 1858.

HUXLEY (T.-H.). — On the Anatomy and Development of *Pyrosoma*, London, 1859.

HUXLEY (Th.-H.). — The oceanic *Hydrozoa*, London, 1859.

Huxley (Th.-H.). — Evidence as to Man's place in nature, Edinburgh, 1863.
Huxley (T.-H.). — On the Angwantibo (*Arctocebus calabarensis*, Gray) of Old Calabar, London, 1864.
Huxley (Th.-H.). — Lectures on the elements of comparative Anatomy, London, 1864.
Huxley (Th.-H.). — On the structure of the Stomach in *Desmodus rufus*, London, 1865.
Huxley (T.-H.) — On the Classification of Birds, London, 1867.
Huxley (T.-H.). — De la place de l'Homme dans la nature, Paris, 1868.
Huxley (Th.-H.). — Lay sermons. Addresses and reviews, Londres, 1872.
Huxley (Th.-H.). — Éléments d'anatomie comparée des animaux Vertébrés, trad. franç., Paris, 1875.
Huxley (Th.-H.). — A Manual of the Anatomy of Invertebrated animals, London, 1877.
Huxley (T.-H.). — On the Classification and the Distribution of the Crayfishes, London, 1878.
Huxley (T.-H.). — Les Sciences naturelles et l'Éducation, Paris, 1891.
Huxley (T.-H.). — Mollusca, London.
Hyatt (A.). — Revision of the North American *Porifera*, Boston, 1874.
Hyatt (A.). — Values in classification of the stages of growth and decline with propositions for a new nomenclature, 1888.
Hyatt (A.). — Larval theory of the origin of cellular tissues, Boston, 1894.

I

Ihering (H. von). — Ueber die Entwickelungschichte von *Helix*. Zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Phylogénie der Pulmonaten, Iena, 1875.
Ihering (H. von). — Versuch eines natürlichen Systems der Mollusken, Frankfurt a. Main, 1876.
Ihering (H. von). — Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken, Leipzig, 1877.
Ijima (I.). — Studies on the *Hexactinellida*, Tokyo, 1901.
Inguenitzky (J.). — A travers les musées et les laboratoires de l'Europe occidentale, Saint-Pétersbourg, 1898.
Inguenitzky (J.). — International Catalogue of Scientific Litterature. General Biology, London, 1903.
Intosh (C. Mac). — The Trematode Larva and *Ascaris* of the *Carcinus Mænas*, London, 1865.
Intosh (C. Mac). — On the gregariniform Parasite of *Borlasia*, London, 1867.
Intosh (C. Mac). — On the structure of the British Nemerteans, and some new British Annelids, Edinburg, 1868.
Intosh (C. Mac). — On some points in the Structure of *Tubifex*, Edinburgh, 1871.

INTOSH (C. MAC). — On the Annelida obtained during the cruise of H. M. S. « Valorous » to Davis Strait in 1875, London.

INTOSH (C. MAC). — On the arrangement and relations of the great Nerve cords in the marine Annelids, Edinburgh, 1877.

INTOSH (C. MAC). — On a remarkably branched *Syllis* dredged by H. M. S. « Challenger », London, 1879.

INTOSH (W.-C. MAC). — Introductory lecture to the course of natural history, St Andrews, 1882.

INTOSH (C. MAC). — Note on irish Annelids in the Museum of science and art, Dublin. Dublin, 1896.

INTOSH (C. MAC). — On the circulatory system of *Magelona*.

ISHIKAWA (C.). — Further observations on the nuclear division of *Noctiluca*, Tokyo, 1899.

IWANZOFF (N.). — Ueber den Bau die Wirkungsweise und die Entwickelung der Nesselkapseln der Coelenteraten, Moscou, 1896.

J

JACQUART (H.). — Mécanisme de la rétraction des ongles des *Felis* et des crochets de Linguatules, Paris, 1866.

JACKSON (R.-T.). — The development of the Oyster, with remarks on allied genera, Boston, 1888.

JACKSON (R.-T.) and JAGGAR (T.-A.). — Studies of *Melonites multiporus*, Rochester, 1896.

JAEKEL (O.). — Stammesgeschichte der Pelmatozoen, Berlin, 1899.

JAMES-CLARK (H.). — The anatomy and physiology of the vorticellidan parasite (*Trichodina pediculus*, Ehr.) of *Hydra*, Cambridge, 1866.

JAMES CLARK (H.). — Spongiae Ciliatae as Infusoria Flagellata, Cambridge, 1867.

JAMMES (L.). — Recherches sur l'organisation et le développement des Nématodes, Paris, 1894.

JANET (C.) et CUÉNOT (L.). — Sur les orifices génitaux multiples, sur l'extension des pores madréporiques hors du madréporite et sur la terminalogie de l'appareil apical chez les Oursins, Paris, 1891.

JANET (C.). — Appareil pour l'élevage et l'observation des Fourmis, Paris, 1893.

JANET (C.). — Sur la production des sons chez les Fourmis, Paris, 1893.

Paru le 20 Juin 1904.

Les directeurs :

G. PRUVOT et E.-G. RACOVITZA.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail, Paris (6e) — Téléphone : 704-75

ARCHIVES
DE
ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
FONDÉES PAR
H. DE LACAZE-DUTHIERS
PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE
G. PRUVOT
Chargé de Cours à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago
ET
E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e SÉRIE, T. II. NOTES ET REVUE 1904. N° 9

XXV

RECHERCHES SUR LA STRUCTURE ET LA SIGNIFICATION DE LA GLANDE INTERSTITIELLE DANS LE TESTICULE NORMAL ET ECTOPIQUE DU CHEVAL

(Note préliminaire)

par

P. Bouin et P. Ancel
Professeur agrégé — Chef de Laboratoire
A la Faculté de Médecine de Nancy

Nous avons étudié la glande interstitielle chez le Cheval impubère, adulte, vieux et cryptorchide. Cette étude nous a permis de démontrer l'existence de cellules interstitielles de différentes sortes; les cellules de chaque sorte ne se développent pas simultanément et caractérisent une période différente de l'ontogenèse du testicule. Nous voulons, dans ce mémoire, nous en tenir surtout à ce fait, nous réservant de revenir plus tard sur les nombreuses particularités offertes par la glande interstitielle de cet animal.

1. Testicules de Poulain de 10 mois. — De tels testicules présentent encore une structure embryonnaire. Ils sont constitués par

des canalicules séminifères, dont le diamètre et la lumière sont très réduits. La membrane propre est tapissée en dedans par de grandes et par de petites cellules germinatives.

Ces tubes séminifères sont séparés les uns des autres par un tissu conjonctif jeune, richement vascularisé, dont les cellules constitutives présentent encore les caractères des éléments mésenchymateux. Elles sont formées par un corps cytoplasmique grêle et à peine visible; il envoie souvent dans tous les sens de fines expan-

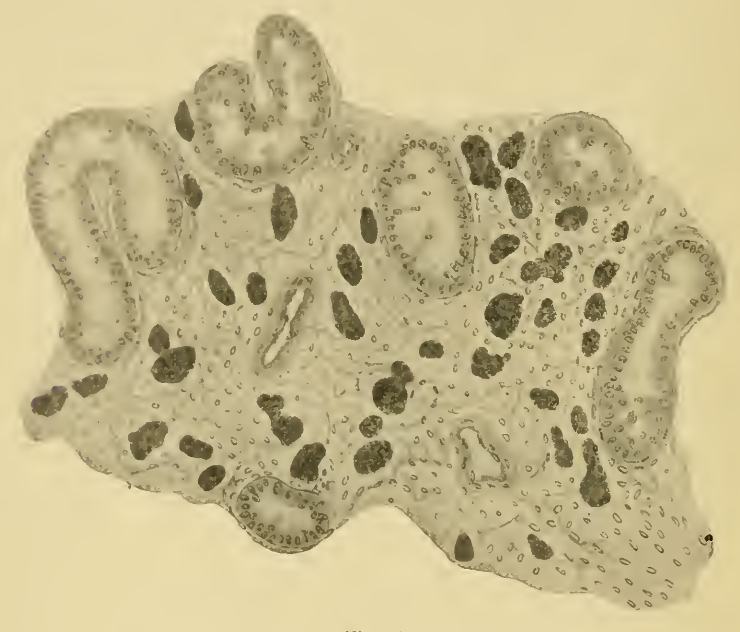


Fig. 1

FIG. 1. — Testicule Poulain 10 mois. Les tubes séminifères sont encore à l'état embryonnaire. Les espaces intertubulaires renferment de volumineuses cellules noirâtres, remplies de grosses granulations. Ce sont les cellules à granulations xanthiques. Fixation par le liquide de Flemming. Postchromisation selon Benda. Safranine, vert lumière. × 250.

sions qui s'anastomosent avec des expansions semblables issues des cellules voisines. Un noyau ovalaire ou très allongé occupe le centre du corps cellulaire. Ces cellules conjonctives jeunes sont surtout abondantes autour des vaisseaux sanguins.

D'autres éléments s'observent aussi, dès ce stade, au sein du tissu intertubulaire. Nous ne savons rien de leur origine, n'ayant pas eu en notre possession des testicules d'animaux très jeunes et

embryonnaires. Ce sont de grosses cellules, très nombreuses, presque toujours isolées, rarement réunies par petits amas de 2, 3 ou 4. Elles sont disséminées entre les tubes séminifères et viennent rarement en contact avec leur membrane propre. Elles peuvent siéger très loin des tubes séminifères; ce fait s'observe nettement au niveau des vastes espaces conjonctifs qui avoisinent le corps d'Highmore (fig. 1).

Ces éléments présentent des dimensions variables; quelques uns sont de taille relativement faible (15-20 μ); la plupart sont assez volumineux (25-30 μ); quelques uns atteignent des dimensions considérables (50-70 μ). Un examen attentif permet alors de reconnaître que plusieurs cellules sont appliquées l'une contre l'autre. Dans ces conditions, la membrane cellulaire a disparu, on ne se distingue plus au niveau des surfaces en contact; une très fine membrane paraît entourer le volumineux amas cytoplasmique qui peut renfermer trois ou quatre noyaux (fig. 1).

Ces cellules présentent les caractères cytologiques suivants quand on les observe à l'aide d'un grossissement considérable (fig. 2). Ce sont des éléments ovalaires ou arrondis, entourés d'une très fine membrane d'enveloppe. Leur noyau est relégué contre la face interne de cette membrane, le plus souvent à l'un des pôles de la cellule. Il est petit, aplati ou déformé par le contenu cellulaire. Celui-ci est constitué par une masse granuleuse qui présente soit sans coloration, soit après coloration, un aspect caractéristique. Ces granulations sont normalement colorées en jaune brunâtre ou en jaune vif; on peut s'en rendre compte en dissociant de petits fragments d'organe dans du sérum physiologique et en les examinant à l'état frais. Il en est de même quand on fixe de petits morceaux de testicule dans une solution formolée à 20 p. 100 et quand on traite les coupes seulement par l'hématoxyline. Ces cellules conservent alors une teinte jaune qui tranche sur la coloration bleue de la préparation. Elles absorbent cependant plus ou moins les teintures qu'on emploie pour mettre en évidence le cytoplasme des cellules et se laissent modifier par les réactifs fixateurs. Elles sont colorées en jaune vif après fixation par le formol picro-acétique et traitement des coupes par l'aurantia et le réactif de Van Giesson. Nous avions attribué, il y a quelque temps, leur aspect particulier à l'emploi de cette méthode: aussi leur avions nous donné le nom de cellules picrinophiles. Nous devons revenir sur

cette dénomination, parce que cette réaction n'est pas spécifique et parce que ces éléments possèdent normalement un aspect jaunâtre, sans le secours d'aucune teinture. De plus, ces cellules se laissent colorer par peu de réactifs acides; la méthyléosine, par exemple, ne les colore pas; elles retiennent au contraire l'érythrosine qui, en se combinant avec leur teinte normale, donne à l'élément un aspect ocracé ou orangé. Elles deviennent jaune-brunâtre après fixation par le bichromate acétique; elles sont brun clair après séjour prolongé dans le réactif chromo-acétique. Elles présentent une réaction caractéristique qui permet de les distinguer facilement du tissu ambiant après fixation par le liquide de Flemming et post-chromisation, suivant la méthode indiquée par Benda. Si l'on fixe pendant 8 jours de petits fragments de testicule par le réactif chromo-acéto-osmique, et si on les traite ensuite par un mélange d'acide chromique à 1 p. 100 et d'acide pyroligneux rectifié, puis par du bichromate de potasse à 2 p. 100, toutes ces cellules prennent une teinte noire tirant légèrement sur le vert. Cette teinte est sans doute produite par le mélange de la substance pigmentée jaunâtre et des substances de nature graisseuse qui ont réduit l'osmium de l'acide osmique. Cette dernière réaction nous montre donc que la substance des granulations présente certaines réactions de la graisse; elle est à la fois pigmentée et graisseuse. Ajoutons enfin qu'elle se colore en noir par la laque ferrique d'hématoxyline.

La taille de ces granulations est très variable. Les unes sont très petites; ce sont les plus nombreuses. D'autres sont très grosses et constituent d'énormes vésicules de sécrétion. Celles-ci paraissant être constituées par une mince paroi, le plus souvent régulièrement sphérique et par un contenu finement granuleux. Il ne semble pas y avoir de rapport entre le volume de ces vésicules de sécrétion et la taille des cellules. Les plus petites de ces cellules peuvent renfermer de très grosses vésicules; elles sont seulement moins nombreuses que dans les grosses cellules. Quand celles-ci sont parvenues au terme de leur cycle sécrétoire, on peut saisir sur le fait la phase d'excrétion. La mince membrane qui entoure l'élément s'efface, les granulations se séparent les unes des autres et se répandent dans le tissu conjonctif ambiant, où elles disparaissent peu à peu. L'élément est alors réduit à son noyau et à une faible quantité de cytoplasme, jaune noirâtre après emploi de la

méthode de Benda. Nous n'avons pu discerner si ces éléments étaient susceptibles de recommencer un nouveau cycle sécrétoire, ou s'ils disparaissaient après la phase d'excrétion, à la manière des cellules glandulaires holocrines (fig. 2).



Fig. 2

Fig. 2. — Cellules interstitielles à granulations xanthiques dans un espace intertubulaire. En haut et à gauche de la figure on voit un gros élément constitué par la fusion de plusieurs cellules ; il renferme 3 noyaux. En bas, une cellule pendant la phase d'excrétion : les granulations de sécrétion se répandent dans les espaces conjonctifs. Le corps cellulaire de ces éléments est bourré de granulations de taille différente, dont les plus grosses atteignent des dimensions relativement considérables. Fixation par le liquide de Flemming. Postchromisation. × 1.200.

Nous avons donné à cette variété de cellules interstitielles le nom de « *cellules à granulations xanthiques* », pour spécifier ainsi

leur caractère morphologique le plus frappant, qui est l'aspect et la coloration jaunâtre de leur produit de sécrétion. Remarquons que cette variété de cellules interstitielles sont les premières qui apparaissent dans le testicule du Cheval jeune et qu'elles ne présentent aucun rapport avec la paroi des tubes séminifères.

2. Testicules de Poulain de 11 mois. — Les tubes séminifères de ces testicules ont considérablement augmenté de volume ; leur lumière s'est élargie et les parois de chaque tube se sont rapprochées de celles des tubes voisins ; ils sont séparés les uns des autres par du tissu interstitiel moins abondant qu'au stade précédent. Celui-ci a en grande partie perdu ses caractères embryonnaires. Les interstices intertubulaires sont parcourus par des travées ondulées parmi lesquelles on distingue des cellules conjonctives en nombre moins considérable que chez l'animal âgé de 10 mois. La structure des tubes séminifères s'est profondément modifiée. La face interne de leur membrane propre est tapissée par des spermatogonies dont un certain nombre sont en voie de transformation en spermatocytes, et par des noyaux de Sertoli. Nous assistons donc ici au début de la préspermatogenèse.

Les cellules à granulations xanthiques ont considérablement diminué de nombre. Elles sont presque toujours isolées les unes des autres et séparées par des distances considérables. De petits amas s'observent encore dans les vastes espaces conjonctifs qui avoisinent le corps d'Highmore, mais elles deviennent très rares dans les régions centrales du testicule ; on en trouve de temps en temps une ou plusieurs dans certains carrefours laissés libres entre les tubes séminifères. Cette diminution dans le nombre des cellules à granulations xanthiques coïncide avec l'apparition d'une *deuxième sorte d'éléments interstitiels*, qui prendra bientôt un développement considérable. Cette deuxième sorte d'éléments se constitue aux dépens des cellules conjonctives du tissu intertubulaire et il est facile, à cette période, de suivre toutes les phases de leur différenciation. Les cellules conjonctives intertubulaires représentaient jusqu'ici des éléments très allongés munis d'un noyau ovalaire. Ce noyau s'arrondit et le cytoplasme qui l'entoure augmente rapidement de dimensions. Un petit élément cubique prend ainsi naissance et constitue bientôt une grosse cellule à noyau excentrique et à cytoplasme divisé en deux zones, une zone interne très condensée, et une zone externe plus lâche et vacuolaire.

Chez le Poulain de 11 mois, une telle différenciation se manifeste sur quelques éléments à peine, situés de distance en distance dans les carrefours intertubulaires. Ce sont les *cellules interstitielles proprement dites*, que l'on connaît depuis longtemps et qui répondent, par leur structure du moins, aux cellules interstitielles que l'on observe dans tous les testicules des Mammifères.

3. Poulain de 13 mois et cheval adulte. — Les tubes séminifères sont en pleine préspermatogenèse: ils renferment des spermatogonies et des spermatocytes; certains tubes possèdent des spermatides qui commencent leur métamorphose en spermatozoïdes. Les cellules interstitielles proprement dites ont beaucoup augmenté de nombre. Elles constituent de petits amas ou de petites traînées dans les carrefours intertubulaires, souvent dans le voisinage des vaisseaux sanguins. Elles sont aussi plus volumineuses qu'au stade précédent. Les cellules à granulations xanthiques sont très rares. On en rencontre seulement quelques unes dans certains interstices intertubulaires; elles présentent des dimensions plus restreintes que chez le Poulain très jeune et leurs granulations de sécrétion sont moins abondantes et moins volumineuses. Les cellules interstitielles deviennent toujours plus abondantes chez les animaux un peu plus avancés en âge et acquièrent leur développement maximum quand la spermatogenèse est complètement établie. Remarquons ici que l'apparition des cellules interstitielles proprement dites coïncide avec le début de la préspermatogenèse et que leur nombre s'accroit au fur et à mesure que le tube séminifère progresse dans sa différenciation. Les rapports entre ces éléments et les cellules séminales, relations de nature trophique d'après la majorité des spermatologistes, paraît ici indiquée par la disposition de ces cellules vis-à-vis des tubes séminifères. Chez l'animal adulte, les cellules interstitielles proprement dites constituent de volumineux nodules situés surtout dans les carrefours intertubulaires et aussi des traînées de cellules, quelquefois très allongées, qui s'appliquent étroitement contre la face externe de la membrane propre. Leurs relations morphologiques avec les tubes séminifères est donc de toute évidence, et il est vraisemblable que ces relations trouvent leur cause dans une adaptation fonctionnelle. Nous ajouterons que ces cellules présentent également certains rapports avec l'état physiologique de l'animal pubère, et sont relativement indépendantes de la spermatogenèse, comme nous le

verrons plus loin par l'étude de la cryptorchidie chez le Cheval.

Dans tous les cas, nous voulons faire remarquer tout de suite la différence profonde qu'il y a entre le Cheval et les autres Mammifères que nous avons étudiés au point de vue de l'évolution de la glande interstitielle. Chez les Mammifères, chez le Porc en particulier, la glande interstitielle qui existera chez l'animal pubère commence à faire son apparition, comme nous l'avons déjà signalé dans une note antérieure, dès la différenciation de la glande génitale mâle ; MIHALCOWICZ, PRENANT et NUSSBAUM ont déjà fait une observation analogue ; elle augmente ensuite rapidement de volume et présente déjà un développement proportionnellement très considérable chez le Cochon de lait. Il en est de même chez d'autres animaux, comme le Veau, le Lapin et le Cobaye. Chez le Cheval, au contraire, nous constatons l'existence de deux glandes interstitielles ; elles se développent successivement et chacune d'elles coexiste avec un état spécial de la glande séminale et de l'individu ; chacune d'elles fabrique des produits différents et joue un rôle différent. La glande interstitielle proprement dite fait son apparition avec la préspermatogenèse et n'acquiert son complet développement que quand la spermatogenèse est établie. Chez les autres animaux, d'après nos recherches, c'est la même cellule glandulaire interstitielle ou tout au moins des cellules glandulaires absolument homomorphes qu'on retrouve aux différentes étapes de l'ontogenèse du testicule. Il est vraisemblable, dans ces conditions, que le même élément s'adapte successivement aux fonctions différentes qu'il doit nécessairement remplir soit au cours du développement et de la croissance, soit chez l'animal pubère.

Nous venons de voir le mode d'histogenèse et la disposition histologique de la glande interstitielle proprement dite chez le Cheval adulte. Jetons maintenant un coup d'œil sur la structure cytologique des éléments qui la constituent. Les cellules interstitielles du Cheval adulte sont très volumineuses (40-50 μ). Elles sont constituées par un noyau excentrique, quand la cellule a atteint son développement maximum, et par un corps cytoplasmique divisé en deux zones : une zone interne, foncée, homogène et une zone externe, plus claire, moins homogène. Cette zone externe, ou exoplasme, présente une structure analogue à celle que nous avons décrite chez le Porc. Elle est constituée par de minces travées cytoplasmiques, qui partent de la périphérie de la zone interne

et qui s'anastomosent les unes avec les autres ; elles délimitent des sortes de vacuoles claires occupées par les produits fabriqués par la cellule. Cette zone n'existe pas dans les cellules qui n'ont pas terminé leur cycle sécrétoire, c'est-à-dire qui se trouvent encore au stade de sécrétion proprement dite. La zone interne ou endoplasme représente un amas cytoplasmique arrondi ou ovalaire ; le noyau est rejeté sur ses parties latérales ; il est constitué par un cytoplasme très finement granuleux à la périphérie duquel le matériel de sécrétion est élaboré. Le centre de l'endoplasme est occupé par un amas arrondi de petits grains très serrés les uns contre les autres ; cette disposition des grains en amas condensé se rencontre



Fig. 3

Fig. 3. — Deux cellules interstitielles du testicule adulte. A. cellule interstitielle volumineuse ayant terminé son cycle secrétoire. Au centre, amas cytoplasmique condensé (endoplasme) avec granulations pigmentaires. En dehors zone vacuolaire, exoplasme. *B*. Cellule interstitielle pendant l'activité secrétoire. La zone externe vacuolaire est moins accusée et les granulations pigmentaires sont disséminées dans tout le corps cellulaire. Liquide de Flemming Safranine, vert lumière. × 1.200.

surtout dans les cellules volumineuses. Ces grains sont au contraire dispersés en plusieurs points du territoire cellulaire dans les cellules moins volumineuses et en plein travail sécrétoire (fig. 3). Ils se colorent intensément par les teintures basiques chez l'animal jeune et adulte : ils sont colorés en brun dans les cellules examinées à l'état frais ou dans les cellules fixées mais non colorées. Ils représentent donc des grains d'une substance pigmentée et sont d'autant plus abondants que l'animal avance en âge. Quant on colore les coupes par la laque ferrique d'hématoxyline et qu'on

pousse fort loin l'action de la solution différenciatrice, ces granules se décolorent complètement tout en conservant la teinte brune qu'elles possèdent à l'état normal. On aperçoit alors souvent, parmi ces granules pigmentaires, deux granules juxtaposés, punctiformes ou bâtonnoïdes, plus petits que les grains de pigment, et qui conservent une teinte noire intense. Ce sont deux centrioles.

4. Cheval vieux. — Cette structure cytologique des cellules interstitielles se modifie considérablement chez l'animal vieux. Faisons remarquer tout d'abord l'absence des cellules à granulations xanthiques. Nous n'avons pu en observer une seule dans l'unique organe d'animal très âgé (une vingtaine d'années) que nous avons eu l'occasion d'examiner. Les cellules interstitielles

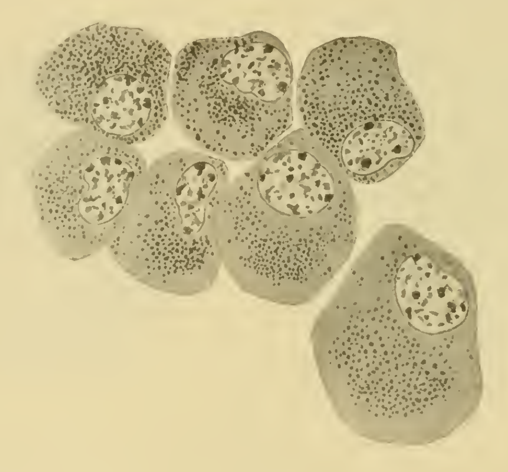


Fig. 4

Fig. 4. — Cellules interstitielles du Cheval vieux. Ces cellules sont beaucoup moins volumineuses que chez l'animal adulte. On ne voit plus de zone vacuolaire externe. Elles sont remplies de granulations pigmentaires. Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par la safranine et le vert lumière. × 1.200.

proprement dites sont toujours très nombreuses; mais chacune d'elles a *considérablement diminué de volume*. Elles mesurent en moyenne (15-25 μ). Cette diminution de volume porte surtout sur l'exoplasme qui n'existe plus chez la plupart d'entre elles et qui est très réduit chez les autres ; les vacuoles périphériques de la cellule sont alors de très faibles dimensions ; elles renferment donc peu de produit de sécrétion, ce qui indique un ralentissement considérable du travail sécrétoire. Les granulations pigmentaires sont

au contraire très nombreuses et remplissent la presque totalité du territoire cellulaire. Certaines cellules en sont littéralement bourrées. Ces granulations sont fortement colorées en brun et ne retiennent plus, comme chez l'adulte, les couleurs basiques d'aniline (fig. 4). En somme, absence des cellules à granulations xanthiques, diminution considérable du volume et de l'activité sécrétoire des cellules interstitielles proprement dites, fabrication active de pigment, tels sont les principaux signes histologiques qui



Fig. 5

Fig. 5. — Testicule de Cheval cryptorchide âgé de 8 ans. Les tubes séminifères renferment seulement des spermatogonies et des cellules de Sertoli. Entre les tubes séminifères on observe une glande interstitielle normale. Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par la safranine et le vert lumière. × 400

caractérisent l'involution sénile de la glande interstitielle du Cheval.

5. Testicules ectopiques. — Nous avons distingué deux variétés de testicules ectopiques, en nous plaçant au point de vue de leur structure. Tout d'abord des testicules restés très petits, dont le poids atteint à peine quelques grammes. Ces organes présentent encore leur structure embryonnaire. Les tubes séminifères y sont

très rares, leur lumière est étroite ; ils sont séparés les uns des autres par de très vastes espaces conjonctifs ; la face interne de leur membrane propre est tapissée par de petites cellules germinatives. Les espaces conjonctifs intertubulaires renferment un certain nombre de cellules à granulations xanthiques. Les cellules interstitielles proprement dites ne sont pas apparues, pas plus que la préspermatogenèse.

Les autres testicules ectopiques que nous avons examinés appartenaient à des animaux adultes âgés environ de 7 à 10 ans. Ils présentent la structure que nous avons reconnue à la majorité des testicules ectopiques chez tous les animaux. Les tubes séminifères présentent une large lumière et renferment seulement des spermatogonies et le syncytium sertolien. Entre ces tubes on rencontre une glande interstitielle bien développée, et constituée par les cellules interstitielles proprement dites et par quelques rares cellules à granulations xanthiques (fig. 5).

Conclusions et considérations physiologiques.

De ces observations sur la glande interstitielle chez le Cheval impubère, adulte, âgé et cryptorchide, il résulte les principaux faits suivants :

1° Le Cheval impubère possède une glande interstitielle particulière, représentée par des cellules spéciales que nous désignons sous le nom de *cellules à granulations xanthiques*, parce que les granulations qu'elles renferment sont normalement colorées en jaune. Ces cellules diminuent considérablement de nombre dès l'éveil de la préspermatogenèse ;

2° Le testicule du Cheval pubère possède une glande interstitielle constituée par des éléments morphologiquement analogues à ceux qu'on observe dans les testicules de la plupart des Mammifères. Ce sont de volumineuses cellules dont le cytoplasme est divisé en deux zones, une zone interne ou endoplasme, constituée par du cytoplasme très condensée, une zone externe ou exoplasme très vacuolaire. La première renferme deux centrioles et un amas de granules pigmentaires ; la seconde est remplie de produits de sécrétion. Ces cellules se différencient au moment de la préspermatogenèse aux dépens des éléments conjonctifs situés entre les tubes séminifères et augmentent de nombre par la transformation de nouveaux éléments conjonctifs, pendant l'établissement de la sper-

matogenèse. Leur présence et leur aspect normal caractérise, aussi bien que la spermatogenèse, la structure du testicule des animaux adultes. Chez ces derniers, les cellules à granulations xanthiques persistent en petit nombre entre les tubes séminifères.

3° Le testicule du Cheval âgé renferme une glande interstitielle dont les éléments constitutifs se différencient profondément des cellules interstitielles de l'adulte. Ces éléments sont beaucoup plus petits, leur zone périphérique vacuolaire est très réduite et même n'existe pas chez la plupart d'entre eux. Leur activité sécrétoire est donc très diminuée; ils sont bourrés de granulations pigmentaires.

4° Le testicule du Cheval cryptorchide présente essentiellement les altérations histologiques qui caractérisent partout le testicule ectopique. Les tubes séminifères renferment seulement un syncytium sertolien plus ou moins normal et des spermatogonies. La glande interstitielle conserve, entre ces tubes, tout son développement et son activité sécrétoire. Dans un cas où l'arrêt dans l'ontogenèse du testicule s'était produit à une période assez reculée du développement, l'organe ectopique renfermait seulement les cellules interstitielles caractéristiques de la période présexuelle, c'est-à-dire des cellules à granulations xanthiques.

Nous venons de voir que la glande interstitielle chez l'animal cryptorchide conserve le plus souvent son intégrité morphologique et fonctionnelle. Nous trouvons donc, chez le Cheval, une confirmation du fait que nous avions signalé chez d'autres Mammifères, à savoir l'indépendance relative qui existe entre la glande interstitielle et la glande séminale, indépendance sur laquelle ont aussi insisté d'autres auteurs, comme Branca, Regaud et Policard, Tournade. De plus, le Cheval cryptorchide est un excellent objet pour la démonstration du fait que nous avons cherché à établir dans une série de travaux antérieurs, à savoir que l'instinct sexuel et les caractères anatomo-psychologiques du mâle sont sous la dépendance de la glande interstitielle du testicule chez les Mammifères. Depuis la publication de ces travaux, nous avons recueilli un grand nombre de documents vétérinaires, et si nous revenons sur ce sujet, c'est à cause des observations et des critiques que nous ont attiré nos observations et notre manière de voir.

Les vétérinaires savent que les chevaux cryptorchides sont semblables aux entiers dans un très grand nombre de cas. Voici

d'ailleurs ci-dessous, entre autres documents du même genre, les passages essentiels de la lettre que nous a adressée M. Détante, médecin vétérinaire à Mouzon (Ardennes), bien connu pour sa compétence sur tout ce qui touche à la cryptorchidie chez le Cheval :

« Le Cheval cryptorchide est 90 fois sur 100 au moins semblable à l'entier par son ardeur génitale et son habitus extérieur, avec cette différence qu'il est souvent encore plus ardent. J'ai opéré des chevaux de bateliers, qui, par conséquent font un service très dur, dont l'ardeur génitale était telle qu'ils pouvaient, tout en travaillant, rester en érection pendant 3, 4 et 5 kilomètres ou même davantage quand ils se trouvaient attelés derrière une jument en chaleur... Si l'on ajoute qu'avec cela ces animaux ne sont pas aussi bien nourris que leurs voisins, parcequ'ils seraient trop difficiles à conduire, vous voyez que cette ardeur est dans certains cas poussée à un grand degré. Il est d'ailleurs reconnu qu'un animal cryptorchide possède une endurance remarquable au travail. J'en ai connu qui n'avaient jamais mangé d'avoine tout en faisant les travaux de culture les plus pénibles et néanmoins ils étaient aussi bien portants que leurs camarades d'écurie ; cela ne les empêchaient pas de devenir inabordables à un moment donné... Quand on ne les opère pas, ils deviennent presque tous méchants à partir de 3, 4 ou 5 ans, quelquefois plus vieux... Ils sont en général plus précoces que les entiers et dès leur jeune âge, ils commencent à devenir insupportables. Ils mordent leurs voisins à chaque instant et les taquinent sans arrêt. Presque tous les chevaux cryptorchides sont aptes à faire la saillie... La verge, les vésicules séminales et la prostate se développent comme chez un entier... »

Le Cheval cryptorchide possède donc tous les attributs de l'entier, instinct génésique, tractus génital, caractères sexuels secondaires. De plus, la sécrétion interne de la glande interstitielle fournit à l'organisme une sorte « d'invigoration », suivant l'expression de Brown-Séquard; elle augmente la vitalité des tissus et la puissance musculaire et possède certainement un retentissement considérable sur le système nerveux. La castration du Cheval cryptorchide, en supprimant cette sécrétion interne, fait disparaître l'instinct génésique et amende l'indomptable caractère de l'animal qui devient plus abordable et plus facilement utilisable.

Nous rappellerons ici que cette sécrétion interne testiculaire ne peut être attribuée aux cellules séminales ; elles n'existent pas dans

les testicules ectopiques et n'ont apparu, le plus souvent, à aucune période ontogénétique de l'organe. Elle ne peut pas plus être rapportée au syncytium sertolien, comme nous l'ont démontré nos expériences sur l'hypertrophie compensatrice de la glande interstitielle et nos observations sur certains cas de cryptorchidie chez le Porc, où les tubes séminifères avaient conservé leur structure embryonnaire et où les caractères sexuels secondaires s'étaient bien développés. La glande interstitielle représente donc l'unique source de la sécrétion interne testiculaire.

REVUES CRITIQUES

XXVI

CHANGEMENT DE GÉNÉRATION ET CHANGEMENT D'HOTE CHEZ TRYPANOSOMA ET SPIROCHOETE.

D'après Fritz SCHAUDINN [1]

Les biologistes ne peuvent ignorer cette communication préliminaire de SCHAUDINN. Elle a eu un grand retentissement. A sa lecture les spécialistes ont ressenti cette admiration mêlée de stupeur que cause une œuvre colossale. Le sentiment de tous a été bien exprimé par MESNIL (*Bull. Instit. Pasteur* II. n° 5) qui a donné du travail de SCHAUDINN un compte rendu d'une longueur inusitée. Son analyse est pourtant trop courte et c'est pourquoi nous publions ce résumé plus étendu, qui méritera d'ailleurs le même reproche.

La communication de SCHAUDINN est divisée en 3 parties. L'auteur décrit : 1° le cycle de *Trypanosoma Noctuæ* ; 2° Le cycle de *Spirochæte Ziemanni*. Et comme ces deux parasites du sang de la Chevêche (*Athene noctua*) parcourent une partie de leur cycle dans le Cousin commun (*Culex pipiens*), SCHAUDINN a été conduit à des recherches anatomiques, histologiques et physiologiques sur cet insecte, et il les résume dans un chapitre spécial [2].

I. Le cycle de *Trypanosoma noctuæ (= Hæmoproteus (Halteridium) noctuæ* Celli et San Felice)

Partons de l'ookinète (œuf fécondé) errant dans l'estomac d'un *Culex pipiens* qui a sucé le sang d'une Chouette parasitée.

Ces ookinètes distribués d'abord partout dans le sang ingéré se rassemblent dans le quart antérieur de l'instestin moyen. Ils ont l'air

[1] Fritz SCHAUDINN. — Generations-und Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochæte* (*Arbeiten aus dem Kaiserl. Gesundheitsamte*. Bd XX. Hft 3.

[2] Nous n'analyserons ici de ce chapitre si nourri, mais d'ordre moins général, que les faits relatifs à l'émigration des *Trypanosomes* à travers le corps de *Culex pipiens*.

avec leurs mouvements de Grégarines monocystidées. Leur extrémité antérieure est réfringente, l'extrémité postérieure pourvue de pigment contient les noyaux de réduction, tandis que le noyau définitif, formé des pronucleus ♂ et ♀ occupe le centre de la Grégarine. La partie postérieure contenant les noyaux de réduction et le pigment est rejetée et alors les pronucleus formés chacun de 4 chromosomes s'unissent en un synkaryon dont la structure est très curieuse. Au centre de ce gros noyau est un karyosome complexe véritable petit noyau. C'est une sphérule de plastine dont le centre est occupé par un centrosome et dont la péri-

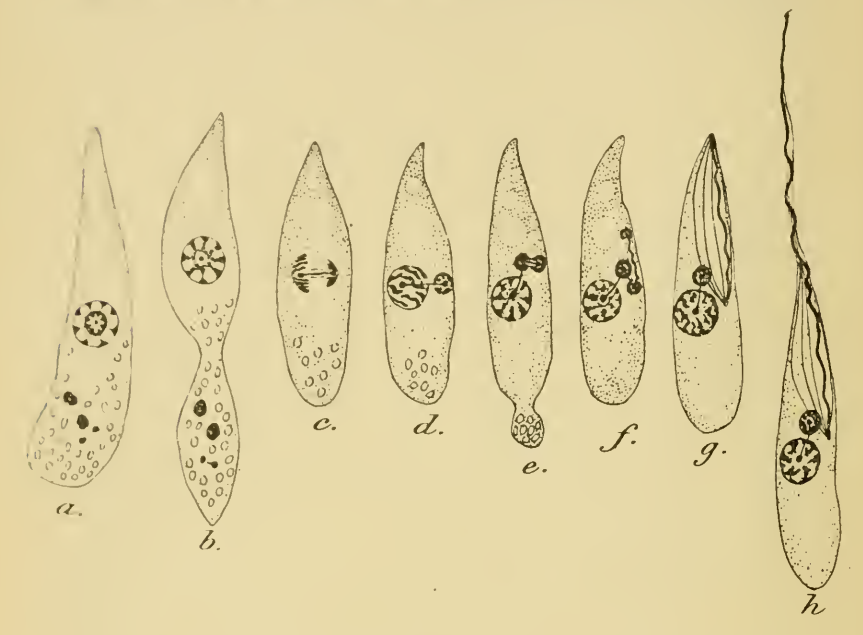


Fig. 1

FIG. 1. — Schéma de l'évolution d'un ookinète indifférent en trypanosome.

phérie est limitée par 8 corpuscules chromatiques. Les 8 grains chromatiques du karyosome sont reliés par des tractus de linine à 8 corpuscules de chromatine contribuant à former la membrane du noyau (fig. 1 a.).

(à suivre.)

Paru le 25 Juin 1904.

Les directeurs :

G. PRUVOT et E.-G. RACOVITZA.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail. Paris (6e) — Téléphone : 704-75

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Chargé de Cours à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e SÉRIE, T. II. NOTES ET REVUE 1904. N° 10

XXVII

RÉGLAGE DE LA TEMPÉRATURE DANS LES APPAREILS DE LABORATOIRE POUR LA PISCICULTURE ET L'ÉLEVAGE DES ANIMAUX MARINS

par C. VIGUIER
Directeur de la Station Zoologique d'Alger

L'agitation de l'eau dans ces appareils est, comme on sait, une nécessité ; et, dans bien des cas, une nécessité non moins évidente est de ne pas obtenir cette agitation par une simple circulation d'eau, le courant finissant par emporter, ou les élèves eux-mêmes, ou tout au moins les proies qui leur étaient destinées.

L'appareil que M. Cogit a construit sur les indications de M. Fabre-Domergue, Inspecteur Général des pêches maritimes, me semble réaliser les conditions les plus simples et les meilleures [1].

On sait que l'eau y est mise en mouvement par la rotation de

[1] Voir : FABRE-DOMERGUE et BIÉTRIX. Appareil à rotation, pour l'élevage des œufs et des larves de poissons marins (*C. R. de l'Assoc. Fr. pour l'Av. des Sciences — Congrès d'Ajaccio 1891*).

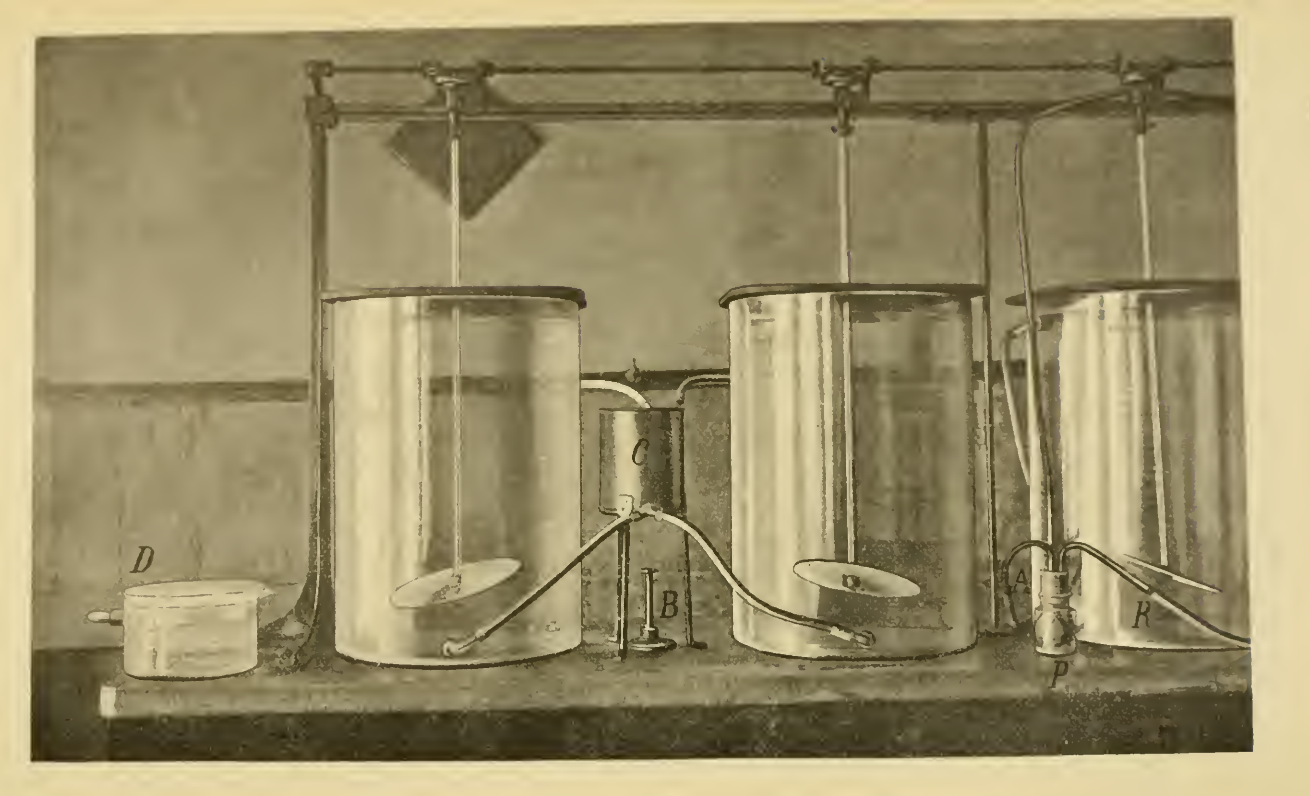


Fig. 1

Fig. 1. — On voit trois cylindres de l'appareil Fabre-Domergue, de 50 litres de capacité. Les deux de gauche sont montés pour élévation de température, celui de droite pour le rafraichissement.

C, cylindre de cuivre où se trouve deux serpentins, un pour chacun des récipients voisins. *B*. bec Bunsen.

P, pulsateur à l'intérieur duquel on voit la poche de caoutchouc. *A*, tube d'amenée d'eau, venant du réfrigérant. *R*. tube de refoulement, allant à la tubulure inférieure du récipient. Le 3e tube aboutissant au flacon du pulsateur est celui qui amène l'air du transmetteur. Derrière lui, on voit le tube qui conduit l'eau au réfrigérant, placé comme le transmetteur, en dehors des limites de la photographie.

C, dialyseur, monté en filtre à plankton. (*voir le texte*).

disques de verre, fixés obliquement sur des baguettes verticales, également en verre.

Le moteur à air chaud de 1/40e de cheval, suffit, dans mon installation, à desservir 10 récipients de 50 litres. Si les transmissions étaient établies avec plus de soin et les paliers munis de douilles en bronze, ce qui ne coûterait guère plus, il resterait encore bien de la force disponible. Mais le constructeur ne semble pas avoir songé qu'on pût tirer parti de cet excédent : et nous allons voir qu'il eût tort.

Sur la gravure ci-jointe, on remarquera que les barils en verre de l'appareil Fabre-Domergue sont remplacés par des cylindres en verre moulé, où il est bien plus facile d'observer ou de reprendre des sujets que dans des barils ventrus, à ouverture étroite. Comme les tiges de verre, par suite de l'imperfection de leur guidage, décrivent des cônes, ce qui est du reste sans inconvénients, je couvre les cylindres avec des planchettes légères, échancrées sur le milieu d'un de leurs bords. Le rapprochement des deux moitiés forme un trou assez grand pour que la tige y soit libre ; et, pour finir de se protéger contre la poussière, on enfile sur cette tige un disque en carton léger, un peu plus large que le trou, et qui, sauf la rotation, suit toutes les évolutions de la tige.

Les cylindres sont percés de deux trous ; l'un tout près du fond, l'autre un peu au-dessous du bord. Cette disposition est nécessaire pour installer le réglage de température, que j'avais tout d'abord jugé indispensable.

Maintes fois les cultures d'hiver marchent avec une lenteur ennuyeuse ; et, même celles de printemps, peuvent être brusquement ralenties par un abaissement de la température.

D'autre part, des animaux qui peuvent fuir la chaleur, en plongeant à mesure que la surface de la mer se réchauffe, souffrent beaucoup de la température élevée qui régne trop souvent en été dans nos laboratoires, et sans doute aussi de la variation de densité de l'eau qui en est la conséquence.

L'influence de l'éclairement, qu'on pourrait, du reste, varier à volonté, et celle de la pression, que nous ne pouvons songer à compenser, ont beaucoup moins d'importance, sauf pour certains types qu'il est impossible de faire vivre en captivité.

Le maintien des cultures à la température optima est donc une des principales conditions de succès qu'il soit possible de réaliser.

Mais les étuves, et j'en parle par expérience, ne peuvent rendre de bons services. D'abord, il est impossible d'y faire tenir des récipients d'une certaine capacité et d'y surveiller les cultures. Ensuite, le réglage de toutes les grandes étuves que je connais n'est pas assez précis, dans les limites utiles, alors même qu'il s'agit seulement d'obtenir une élévation de température.

Je n'ai jamais pu arriver à régler le grand modèle d'Adnet au-dessous de 24°. Quant à obtenir un refroidissement, il n'y faut pas songer, même en dépensant une quantité considérable de glace. Et l'installation d'une circulation d'eau froide, que j'avais fait établir, à grand frais, dans cette étuve, n'a pu me rendre aucun service. Il est du reste évident que le régulateur ne peut être alors d'aucun secours.

Pour des récipients de 50 litres, munis d'agitateurs mécaniques, et qui, doivent rester bien en vue, ce que j'ai trouvé de mieux est d'emprunter aux récipients eux-mêmes de l'eau que l'on échauffe, ou que l'on refroidit, en la faisant circuler dans un serpentin logé dans un cylindre indépendant, et qui revient ensuite au récipient même d'où elle est partie. L'agitateur détermine un brassage suffisant pour que la température soit uniforme dans toute la masse.

Il reste à considérer séparément les deux cas.

1° Échauffement. — Un serpentin en étain pur, de 4 millimètres de diamètre intérieur, et 7 extérieur, est logé dans un cylindre de cuivre rouge, sous lequel on place un bec Bunsen ordinaire. La partie utile du serpentin a 5 mètres de long. Le bas du serpentin est raccordé à l'orifice inférieur du récipient, et le haut à l'orifice supérieur ; et l'on fait monter le niveau de l'eau au-dessus de cet orifice. On a ainsi constitué un siphon thermal. Il ne reste qu'à mettre, dans le cylindre de cuivre, de l'eau, dont on compense *exactement* l'évaporation, de manière que le serpentin soit toujours immergé. Le réglage de la température du récipient s'obtient par la seule manœuvre du robinet de gaz. Il est d'une extrême sensibilité. Avec une température ambiante de 12°, on peut maintenir toutes les températures entre 13° et 27°, même avec le petit cylindre de cuivre, de 1 litre 1/4 de capacité, que l'on voit sur la phototypie. Naturellement, avec un cylindre plus grand et un serpentin plus long, on pourrait obtenir ce que l'on voudrait. Mais cela est toujours suffisant ici ; et, sans doute, dans la plupart des cas.

Encore faut-il remarquer que le cylindre représenté contient

deux serpentins indépendants : disposition commode et économique, lorsqu'on veut amener à la même température l'eau de deux récipients voisins. C'est cette installation que j'ai photographiée. On utilise, grâce au voisinage, la chaleur émise par la flamme et par le cylindre de cuivre ; mais l'élévation de température est surtout due au mince filet d'eau échauffée, qui arrive par l'orifice supérieur du récipient, et que le mouvement du disque oblique mélange immédiatement, sans que les animaux les plus délicats en puissent souffrir. C'est uniquement par lui que peut se faire le réglage.

Il est évident que les animaux, auxquels leur taille et le mouvement de l'eau le permettraient, ne doivent point passer par le serpentin. Aussi, l'orifice inférieur du récipient est-il garni d'un petit entonnoir, sur lequel est tendue une fine gaze de soie. L'aspiration de l'eau étant fort lente, et le mouvement de l'eau du récipient balayant sans cesse la surface de la gaze, celle-ci reste toujours propre : en réalité, c'est une précaution qu'il en coûte fort peu de prendre, mais qui, très probablement, est superflue.

L'eau de mer où se trouvent les animaux en culture ne touche, on le voit, que du verre, du caoutchouc, et le serpentin d'étain. Après un essai intensif, prolongé 10 jours et 10 nuits, où l'eau d'un récipient fût maintenue à la température de 25°, la température ambiante étant 12°, j'eus recours à l'obligeance de mon excellent collègue et ami M. Muller, Professeur de Chimie à l'École des Sciences ; et le priai de vouloir bien examiner si cette eau contenait des traces d'étain. M. Muller n'en a trouvé aucune ; et le procédé qu'il employait lui aurait permis d'en déceler 0 gr., 0003 par litre. Tout au moins, pour la pisciculture, on peut considérer cela comme tout à fait satisfaisant.

Reste à signaler le moyen pratique de maintenir exactement le niveau d'eau dans les cylindres de cuivre où sont logés les serpentins.

Dans mes premiers essais, je suspendais au rail de l'appareil Fabre-Domergue le flacon renversé si en usage dans les laboratoires. Mais sa capacité était forcément limitée par l'espace disponible. Je l'ai donc remplacé par un tonneau de verre, de 50 litres, du modèle portant une tubulure au milieu de chacun des fonds. Ces tubulures sont fermées par des bouchons de caoutchouc traversés par deux tubes. Les deux tubes du haut, tous deux courts,

sont tous deux munis de robinets. L'un sert à remplir le tonneau, l'autre à laisser échapper l'air pendant le remplissage. Des deux tubes du bas, l'un, partant du fond, porte aussi un robinet que l'on ne ferme qu'au moment du remplissage ; l'autre est le tube d'amenée de l'air.

Ce tonneau est placé sur une console, au-dessus d'un bassin peu profond, dont la surface est supérieure à la somme des surfaces d'une des bases de chacun des cylindres employés ; et dont le plan d'eau est maintenu exactement au niveau requis dans ces cylindres. La communication est établie par un tuyau fixé derrière le banc qui porte les récipients, et portant autant de branchements, munis de robinets, qu'il y a de cylindres à desservir. Afin que la différence de densité de l'eau qui peut naturellement varier d'un cylindre à l'autre, suivant leur température, influe le moins possible sur le niveau, l'eau arrive dans chacun d'eux par une tubulure située peu au-dessous du bord supérieur. On la raccorde au robinet par un tube de caoutchouc, qui n'est pas en place sur la figure 1. Une rampe à robinets, placée au-dessous de la conduite d'eau amène le gaz aux becs Bunsen.

Cette installation est peu coûteuse. La dépense de fonctionnement est très faible. Mais si l'on ne veut pas se servir d'eau distillée, et si l'eau ordinaire est calcaire comme à Alger, il est nécessaire de la purifier, pour que le dépôt ne s'accumule pas dans les cylindres. On m'a fort obligeamment communiqué, à l'atelier des torpilleurs, la formule employée pour épurer l'eau destinée aux chaudières de ces petits bâtiments.

2° Refroidissement. — La disposition est sensiblement la même. Mais, bien entendu, le mouvement de l'eau dans le serpentin est descendant ; et c'est à l'orifice supérieur du récipient que se trouve le filtre en gaze de soie.

Les variations de densité de l'eau, aux températures inférieures à 25°, sont trop faibles pour déterminer un courant suffisant. Il faut donc intercaler un propulseur dans le circuit. Dès lors, il est indifférent que le réfrigérant soit un peu plus haut que le récipient à rafraîchir ; et ce réfrigérant, bien plus volumineux que le cylindre d'un siphon thermal, peut être placé où il gène le moins.

Le propulseur que j'ai adopté est un petit pulsateur très facile à réaliser. On le voit à droite, en *P*, sur la figure 1. Dans un flacon à large ouverture, de 100 c. c. de capacité, on introduit une petite

poche en caoutchouc souple, de 20 c. c. de capacité, dont le col est lié et collé sur un tube d'étain. Le bouchon du flacon est percé de 3 trous : l'un pour le tube d'amenée de l'eau *A*, l'autre pour le tube de refoulement *R*. Le 3e est celui où passe le tube d'étain. Le sens du courant est déterminé par de petites tétines fendues, en caoutchouc, comme celles qu'on adapte aux poires des pulvérisateurs. C'est un article courant, facile à se procurer.

L'eau du flacon étant à la pression correspondant à la hauteur de l'eau dans le récipient à rafraîchir, la poche est aplatie, tant que son orifice est en communication avec l'air libre. Si l'on y adapte alors une autre poire en caoutchouc, chaque pression exercée sur celle-ci détermine le gonflement de la petite poche, et, par suite, le refoulement d'une quantité d'eau correspondant à la différence de volume. Aussitôt que la pression cesse, l'eau du serpentin afflue, et la poche est de nouveau aplatie.

Là encore, on le voit, l'eau ne touche, en circulant, que du verre, du caoutchouc, et le tube d'étain dont j'ai signalé plus haut l'innocuité.

C'est pour déterminer le gonflement de la petite poche qu'il a fallu demander quelque chose au moteur. Mais l'arbre de couche est si petit (8 millimètres) qu'il est difficile d'y faire un clavetage.

La figure 2 montre comme je tire parti de dispositions assez incommodes.

R est le rail de l'appareil Fabre-Domergue, *A* son arbre de couche. Sur celui-ci est placé un excentrique *E*, de 0,066 de diam., claveté sur un manchon *M*, de 0,016 m. Le manchon se fixe sur l'arbre, où l'on veut, au moyen de deux vis de pression, faisant entre elles un angle de 120°. C'est ce manchon qui passe dans les glissières ménagées dans les flancs de la boîte de l'excentrique, figuré ici au milieu de sa course, dans sa position supérieure. Les vis calantes sont naturellement en dehors de la boîte. La plus grande excursion que puisse faire l'excentrique est 0,045 m. Encore faut-il pour cela laisser la boîte ouverte en bas, ce qui n'a guère d'inconvénients, et limer un peu le rail, ce qui n'ôte rien à sa force, et ne gène en rien la mise en place des paliers ordinaires.

La tige de la boîte de l'excentrique a un mouvement horizontal, et porte un plateau en bois dur *P*. J'ai employé pour cela une poulie de gaïac, en lui faisant 3 échancrures en arc de cercle, de façon qu'elle ne porte que sur 3 centimètres de sa circonférence.

Mais sur la figure 2, j'ai préféré, pour plus de clarté, faire le dessin symétrique en haut et en bas. A cause de la gorge que porte la poulie, la surface de frottement se réduit à fort peu de chose ; et le guidage étant assuré, il n'y a pas besoin de graissage.

Le plateau joue dans un cylindre de cuivre mince *Cu*, solidement fixé au rail par deux pinces (non figurées car elles ne tombent pas dans le plan de la coupe) faciles à déplacer. Il vient comprimer une poche de dimensions un peu supérieures à celles de la poche du pulsateur, 55 mill. de diam. au lieu de 40. Cette poche *Ca* est aussi en caoutchouc très souple, pouvant tout juste reprendre sa forme à la pression ambiante ; car il est inutile de demander au moteur

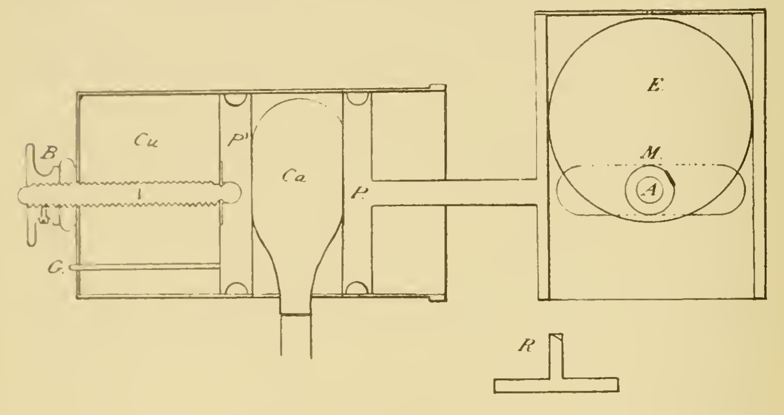


Fig. 2

Fig. 2. — Coupe longitudinale du transmetteur.

R rail de l'appareil Fabre-Domergue : *A*, son arbre de couche, (tous deux en coupe transversale).

E, excentrique : *M*, le manchon sur lequel il est claveté, et qui se fixe sur l'arbre au moyen de deux vis de pression.

P plateau mû par l'excentrique, glissant dans le cylindre de cuivre *Cu*, et comprimant la poche de caoutchouc *Ca*, fixée au plateau *P'*. *V*, vis réglant la position du plateau *P'* et manœuvrée par le bouton *B*. *G*, une des 3 tiges qui guident le mouvement de *P'*.

de la force qui serait perdue. En effet, lorsque l'excentrique rappelle le plateau compresseur, la poche demeure tout à fait libre, et la pression de l'eau sur celle du pulsateur y refoule l'air qu'elle venait d'y chasser.

Il est évident que, l'excursion de l'excentrique ne variant pas, il a fallu établir le réglage d'autre façon. C'est à cela que sert l'autre plateau *P'*, en tout semblable à *P*, et que l'on manœuvre à l'aide de la vis *V*, sur laquelle est fixé le bouton *B*. Ce plateau est guidé par trois tiges *G*, dont une seule est visible sur le dessin ; et la poche

de caoutchouc est fixée à sa face libre par des bandelettes de caoutchouc qui le traversent et sont collées derrière.

Dans la position représentée, la poche serait entièrement comprimée à la fin de la course de l'excentrique. L'arbre faisant, suivant les résistances, de 50 à 56 tours à la minute, et le pulsateur chassant environ 15 c. c. par pulsation, l'abaissement de température se poursuivrait, et dépasserait les limites utiles. Alors on recule le plateau *P'*, qui entraîne avec lui la poche *Cu*, dont le col passe par une fente ouverte à la partie inférieure du cylindre *Cu*. Le volume de l'air chassé de la poche par les mouvements du plateau *P* peut ainsi devenir aussi faible que l'on veut, et même absolument nul.

On comprend que le réglage soit ainsi très facile, à condition que la température du réfrigérant soit sensiblement constante.

Celui-ci se compose d'un cylindre de $1^{m}10$ de haut, et $0^{m}40$ de diamètre. Le serpentin d'étain, pareil à celui des siphons thermaux, est seulement beaucoup plus long (25 mètres) et n'occupe qu'une hauteur de 22 centimètres, sortant à 5 centimètres au-dessus du fond. Un gros siphon, s'amorçant de lui-même, vide l'eau du fond, toutes les fois que le niveau de l'eau de fusion arrive à 8 centimètres au-dessus du tour le plus élevé du serpentin. Un petit trou le désamorce, lorsque le plan d'eau est redescendu jusqu'à ce dernier niveau. De la sorte, le serpentin restant toujours entièrement plongé dans l'eau froide, il se produit de brusques abaissements du plan d'eau ; et cela amène la chûte, dans la chambre où se trouve le serpentin, d'une partie des fragments de glace contenus dans la chambre qui occupe toute la partie supérieure du réfrigérant, et qui est fermée en bas par un entonnoir de baguettes d'osier — tout simplement la garniture d'entrée d'une nasse de pêche.

Les eaux de fusion de la réserve de glace tombent, on le voit, dans la chambre inférieure, et sont évacuées comme je viens de le dire. Une fois réglé le passage d'eau dans le serpentin, la température du réfrigérant demeure sensiblement constante, condition essentielle du réglage. Du reste, la masse d'eau contenue dans le récipient de culture, étant relativement considérable, agit aussi comme régulatrice. Et un thermomètre à maxima et minima montre que, de même que pour les températures supérieures à celle de l'air ambiant, on peut maintenir l'eau de culture, pendant aussi longtemps que l'on veut, avec des variations de moins d'un degré. Même au cas où un accident interromprait le fonctionnement des

appareils. L'eau reviendrait à la température ambiante avec une telle lenteur que les animaux en souffriraient aussi peu que possible. Quand les récipients sont posés, comme ici, sur une table couverte en plomb, il va sans dire qu'il est mieux de les isoler, au lieu de les laisser reposer sur le métal, comme on le voit sur la phototypie.

Je pense que, même dans l'état où le vend M. Cogit, l'appareil Fabre-Domergue pourrait entraîner au moins 3 ou 4 pulsateurs, le transmetteur ne prenant que très peu de force. Mais je dois dire que je n'ai encore essayé qu'avec un seul ; et que la dépense d'installation est bien plus élevée que pour le siphon thermal : celle de fonctionnement ne l'est guère plus. L'avantage qu'il y a à rafraîchir l'eau doit faire passer sur cet inconvénient. Du reste, s'il faudra installer autant de pulsateurs et de transmetteurs qu'il y aura de bacs à rafraîchir, on pourra faire passer tous les serpentins dans le même réfrigérant, dont on n'aurait qu'à augmenter un peu les dimensions. Celui dont les cotes sont données ici, pourrait, je pense, fort bien en recevoir trois.

Beaucoup d'animaux intéressants sont trop petits pour qu'on puisse les mettre directement dans les cylindres de l'appareil Fabre-Domergue, où ils seraient comme perdus. Pour les faire profiter des conditions d'aération, de mouvement et de température, on peut les placer dans des cuvettes dont la paroi cylindrique est percée de deux grands trous, diamétralement opposés, et garnis de gaze de soie. On peut suspendre ainsi, dans un de mes cylindres de 50 litres, jusqu'à 4 cuvettes de 15 centimètres de diam. Lorsqu'on les relève, le niveau s'établit naturellement au bord inférieur des trous.

Enfin, pour ceux qui s'occupent spécialement de plankton, je signalerai le dispositif très simple qu'on voit, en *D*, à gauche de la figure 1. C'est tout simplement un dialyseur garni, au lieu de membrane, de gaze de soie. La cuvette est percée, près de son bord, d'un trou où peut s'adapter un tube. En échelonnant deux ou trois de ces dialyseurs, munis de gaze plus ou moins fines, on opère très vite la filtration d'une grande quantité d'eau et le triage du plankton ; et cela est fort utile, qu'il s'agisse d'alimenter des alevins, ou de débarasser l'eau où ils vivent de tous les animaux qui sont morts, et pourraient, par leur décomposition, entraîner la perte de la culture.

(Station Zoologique d'Alger.)

15 Juin 1904.

XXVIII
NOTE SUR LES CORPUSCULES BASAUX DES FORMATIONS VIBRATILES

par P. Mitrophanow
Professeur à l'Université de Varsovie

J'ai indiqué dans mon travail sur les trichocystes [1], qu'on observe dans la couche alvéolaire des Paramécies de petits grains fortement colorés et régulièrement disposés; ces grains se trouvent à la base des cils et apparaissent, vus de la surface, comme des points ou des petits nœuds dans les stries qui ornent la membrane (fig. 1 et 2).

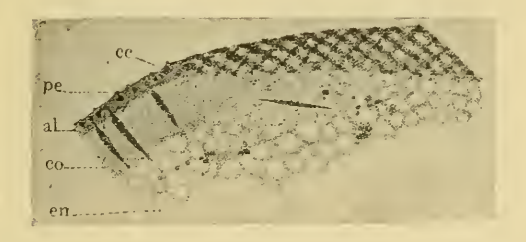


Fig. 3

Fig. 3. — Coupe d'une Paramécie, en partie verticale, en partie horizontale. Sublimé, carmin aluné et hématoxyline de Heidenhain, safranine. — *al*, couche alvéolaire; *pe*, membrane; *co*, couche corticale; *en*, endoplasme; *ce*, corpuscules (grains) basaux. × 2.500.

J'ai considéré, dans ce même travail, ces grains comme des points d'appui pour les cils vibratiles, et par conséquence comme correspondant aux « Basalkörperchen », centrosomes, centres kynétiques etc.., des cytologistes modernes.

Dans un supplément faisant suite à mon travail (l. c. p. 16) je note que des semblables grains furent observés par moi chez les Vorticellines [2].

On ne trouve pas beaucoup d'observations semblables dans la littérature des Infusoires. Ainsi Hoyer, jun. a décrit chez *Colpidium colpoda* de petits bâtonnets courts qui représentent les racines des

[1] Observations sur la structure, le développement et le mode d'action des trichocystes des Paramécies. (*Travaux du Laboratoire Zootomique de l'Université de Varsovie*, livraison XXXII, 1903, en russe). Les deux figures qui accompagnent cette note sont extraites de ce mémoire.

[2] Voir aussi ma note dans les *Comptes rendus de la Section de biologie de la Société des Naturalistes de Varsovie*, 1903, n° 13, p. 3.

cils et semblent être identiques aux « Basalkörperchen » de l'épithélium vibratil [1].

Tout récemment MAIER (mon étude était déjà achevée quand son travail m'est parvenu), a donné une description détaillée de la structure intime de l'appareil vibratil des Infusoires [2]. Cet auteur a employé une méthode de recherche très semblable à la mienne et représente les « Basalkörperchen » chez *Paramaecium* et *Carchesium* à peu près de la même manière que moi.

Il me semble difficile de ne pas admettre l'identité des petits bâtonnets des Colpodies avec les grains des Paramécies et des Vorticellines. Il est aussi très probable que toutes ces formations sont homologues aux corpuscules basaux de l'épithélium vibratil ; mais



Fig. 4

FIG. 4. — Coupe verticale de l'ectoplasme d'une Paramécie. — *al*, couche alvéolaire, dans laquelle on voit des corpuscules basaux sous la membrane ; *tr*, trichocystes. × 2.500

je ne trouve pas assez de raisons pour accepter l'opinion qui leur donne pour origine le centrosome et leur attribue la même valeur qu'à cet organite, comme on l'a fait bien des fois.

La présence de corpuscules morphologiquement séparées à la base des cils vibratiles, même chez les Infusoires, ainsi que dans les cellules vibratiles des Métazoaires, ne semble signifier autre chose que la nécessité de la présence d'un point d'appui dans tous les cas où le protoplasme forme un organite de mouvement ayant un caractère *permanent*.

Le degré d'isolement, la constance et enfin le mode d'action de cet organite ont pour suite la différenciation variée des formations d'appui.

[1] R. HOYER jun. Ueber das Verhalten der Kerne bei der Conjugation des Infusors *Colpidium colpoda* St. (*Arch. für mikr. Anat.* Bd. 54. 1899).

[2] H. N. MAIER. Ueber den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. (*Archiv. f. Protistenkunde*. II Bd. 1903).

Or, si les corpuscules des cils vibratiles dans les cellules épithéliales ne présentent pas toujours la même forme, il est bien naturel, qu'ils présentent des différences chez les divers Ciliés ; leur dimension, leur forme, le degré de leur séparation morphologique, sont en rapport direct avec la grandeur, la constance et le caractère du travail des cils.

Il est évident d'autre part, que les corpuscules basaux sont des formations mécaniques d'appui [1].

Cette idée a été exposée déjà dans mon rapport du XIIe Congrès de « l'Anatomische Gesellschaft » à Kiel à propos de la communication de M. Lengossék [2].

REVUES CRITIQUES

XXIX

CHANGEMENT DE GÉNÉRATION ET CHANGEMENT D'HOTE CHEZ TRYPANOSOMA ET SPIROCHŒTE.

D'après Fritz Schaudinn (*Suite*) [3]

Tous les ookinètes correspondent à ce schéma, mais leur taille, la grandeur de leur noyau, le contenu du plasma sont variables et dépendent de beaucoup de facteurs aussi bien physiologiques qu'ontogéniques, les gamètes étant jeunes ou vieux, bien ou mal nourris, issus de divisions simples ou de parthénogenèses. Ces facteurs, qu'il faudra préciser, déterminent dès le début la valeur sexuelle de l'ookinète qui peut évoluer selon 3 voies, soit en forme indifférente, soit en forme mâle, soit en forme femelle. Les 3 formes auront la morphologie d'un Trypanosome.

Développement de l'ookinète en trypanosome indifférent. — Soit l'ookinète (fig. 1. *a*). Le karyosome se transforme et ses 8 grains chromatiques s'unissent aux 8 corpuscules périphériques, le centre du noyau étant toujours occupé par le corpuscule central (fig. 1. *b*.) Celui-ci prend une forme d'haltère et forme un fuseau central. Les chromosomes se groupent autour de lui. La division s'opère par mitose hétéropolaire, le petit noyau contenant comme le gros 8 chromosomes, mais beaucoup

[1] Voir ma note dans les *Comptes rendus de la section de biologie de la Société des Naturalistes de Varsovie*, 1903, n° 13.

[2] *Travaux du Laboratoire zootomique de l'Université de Varsovie*, livraison XVIII. p. 9. 1898.

[3] Voir Notes et Revue, 1904. n° 9, p. CLV.

moins de chromatine (fig. 1, *c. d.*). Le gros noyau restera désormais au repos. Le petit noyau continuera de se diviser en restant uni au premier par le fuseau central. La première division du petit noyau est encore hétéropolaire. Le plus grand des noyaux de cette deuxième mitose ne se divisera plus et sera le blépharophaste[1] (fig. 1. *e. f*). Le plus petit noyau se divisera encore une fois et la figure de division donne directement tout l'appareil moteur du Trypanosome. La fibre axiale ou fuseau central devient le flagelle et les 8 fibres du manteau imprégnées de la substance des chromosomes se changent en myonèmes (fig. 1. *g. h.*).

Le Trypanosome ainsi formé a la plus grande ressemblance avec les *Crithidia* trouvés par Léger. Et, en effet, après des divisions longitudinales selon le mode bien décrit par Laveran et Mesnil, ces Trypanosomes, comme les *Crithidia* de Léger, ont des périodes de repos alternant avec des périodes de mouvement. Quant l'intestin se vide de nourriture, tous ces Trypanosomes s'attachent aux cellules de l'intestin en perdant leur flagelle qui se réduit à un court bâtonnet servant à la fixation. Le Cousin suce-t-il du sang, les parasites redeviennent mobiles[2].

Développement de l'ookinète en trypanosome femelle. — L'ookinète de caractère femelle a un cytoplasme très riche en réserves et son noyau est relativement au cytoplasme plus petit que dans l'ookinète indifférent. L'évolution est la même que dans le Trypanosome indifférent (fig. 2 *c. d.*) mais elle est précédée d'une division destinée à épurer le noyau de la substance mâle qu'il contient. Donc, une première mitose hétéropolaire détache un petit noyau, véritable noyau mâle, qui se divise 3 fois et donne 8 petits noyaux destinés à dégénérer complètement (fig. 2. *a. b.*). C'est seulement après cette épuration que le gros noyau, devenu franchement femelle, se divise par une nouvelle mitose pour fournir le Trypanosome femelle. Celui-ci se distingue du Trypanosome indifférent par sa forme plus trapue, son cytoplasme plus riche en grains de réserves et son flagelle moins développé. Ses mouvements sont très réduits et il s'attache tôt à la paroi intestinale, ayant perdu, semble-t-il, le pouvoir de se diviser longitudinalement.

Les Trypanosomes femelles sont beaucoup plus résistants que les autres formes. Ils s'enfoncent sous l'épithélium comme l'ookinète de la Malaria et là résistent aux conditions mauvaises, telles que le défaut de nutrition du Cousin, qui fait périr les formes indifférentes et les mâles. Ces femelles restées vivantes se reproduisent par parthénogenèse dès

[1] Le blépharoplaste n'est donc pas un simple centrosome comme le croyaient Laveran et Mesnil, ou une condensation ectoplasmique comme le prétendait Senn. C'est un noyau entier avec centrosome et 8 chromosomes.

[2] Schaudinn fait remarquer l'importance pour ces questions des communications de Léger sur les Flagellés de l'intestin des Diptères. Je ne doute guère, dit Schaudinn, que les *Crithidia* ne représentent un stade de l'évolution d'un parasite voisin de *Trypanosoma noctuæ*. Cette remarque ne surprendra pas Léger qui avait déjà dit : « Les *Crithidia* présentent de nombreux traits de ressemblance, au point de vue morphologique et structural, avec les Trypanosomes. L'existence de ces parasites dans l'intestin des Diptères piqueurs, tels que les Moustiques et les Taons doit nous engager à rechercher s'il n'existe pas entre ces deux formes des relations encore plus étroites. » (*Archiv f. Protistenkunde* Bd II, 1903).

que le Cousin reprend de la nourriture et on comprend l'importance de leur rôle. Elles causent une récidive de la maladie chez l'Insecte, et grâce à elles, un Cousin une fois infesté, l'est pour toute sa vie. Ce sont encore ces ookinètes femelles qui gagnent l'ovaire et communiquent l'infection à une nouvelle génération de cousins en se développant dans le vitellus des œufs.

Les phénomènes nucléaires de la parthénogenèse sont d'un grand intérêt. Au début, nous avons le vieux blépharophaste collé contre le noyau (fig. 3. *a*). Le noyau détache alors par mitose hétéropolaire un petit noyau que l'on peut appeler un nouveau blépharoplaste. L'ancien et le nouveau blépharoplastes se divisent deux fois (fig. 3. *b. c.*) et, après cette réduction, les 2 blépharoplastes rentrent dans le noyau et se

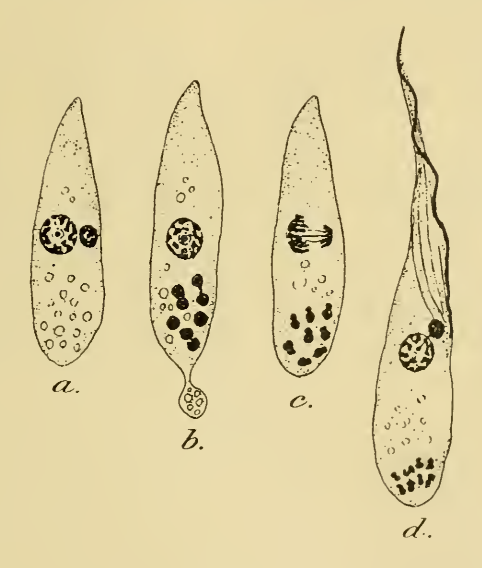


Fig. 2

FIG. 2. — Schéma de l'évolution d'un ookinète femelle en Trypanosome femelle

conjuguent pour donner le karyosome définitif de l'ookinète apte à la parthénogenèse (fig. 3. *d. e. f.*).

DÉVELOPPEMENT DE L'OOKINÈTE EN TRYPANOSOME MALE. — Les ookinètes de caractère mâle se distinguent des formes précédentes par la transparence de leur cytoplasme et la grandeur de leur noyau. Pour produire les éléments mâles le noyau se divise d'abord par mitose hétéropolaire et, comme dans l'évolution de l'ookinète femelle, cette mitose est une séparation de la chromatine femelle restant dans le gros noyau et de la chromatine mâle qui constitue entièrement le petit noyau. Mais ici le gros noyau va disparaître par karyolyse et au contraire le petit noyau se divisera 3 fois pour donner 8 petits noyaux mâles. Chacun de ces

s noyaux se divise encore une fois pour détacher un blépharoplaste qui donnera à son tour l'appareil moteur du Trypanosome mâle (fig. 4, *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*).

SCHAUDINN démontre ainsi définitivement que tout ookinète, quoique sexuellement différencié, a un noyau hermaphrodite, mais dans l'ookinète femelle, la chromatine femelle du noyau seule survit et c'est le contraire dans l'ookinète mâle.

Les divisions qui aboutissent à la formation des Trypanosomes mâles ou microgamètes montrent le phénomène de la réduction chromatique avec tétrades et diades. Dans le microgamète le noyau et le blépharoplaste n'ont plus que 4 chromosomes au lieu de 8.

Les Trypanosomes mâles sont incapables de se multiplier et meurent très vite quand ils ne se conjuguent pas.

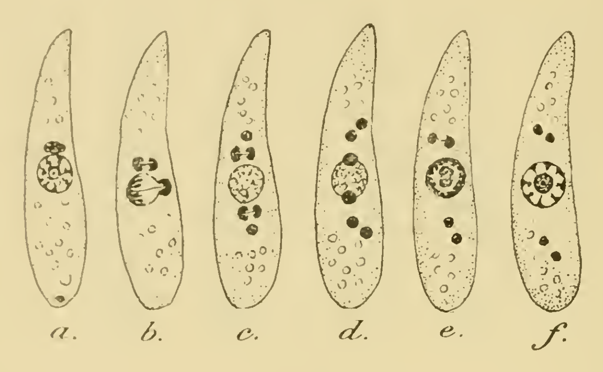


Fig. 3

FIG. 3. — Schéma de la parthénogenèse d'un Trypanosome femelle à l'état grégarinien

(*à suivre.*)

Paru le 25 Août 1904.

Les directeurs :

G. PRUVOT et E.-G. RACOVITZA.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail. Paris (6e) — Téléphone : 704-75

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Chargé de Cours à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e SÉRIE, T. II. NOTES ET REVUE 1904. N° 11

XXX

L'ACQUISITION DE LA FORME ARRONDIE CHEZ LES MOLLUSQUES ACÉPHALES DIMYAIRES FIXÉS EN POSITION PLEUROTHÉTIQUE

(Note préliminaire)

par R. Anthony

En se plaçant au point de vue exclusif de l'attitude on peut reconnaître parmi les Mollusques acéphales comme dans beaucoup d'autres catégories d'animaux deux grands groupes [1], les *euthétiques* c'est-à-dire ceux qui dans les conditions normales de leur

[1] Il ne faudrait pas que le lecteur croit que je veuille ici proposer une nouvelle classification systématique des Acéphales. C'est tout le contraire de ma pensée. Pour toute classification systématique l'idéal doit être de se rapprocher autant que possible d'un arbre généalogique parfait (ce qui, d'ailleurs, ne peut jamais être réalisé). Elle doit donc se baser sur les caractères les plus fixes, c'est-à-dire ceux qui sont le moins sujet à varier sous l'action des causes extérieures, et qui, par conséquent, par le fait de leur fixité même, peuvent donner le plus de renseignements sur les relations phylogéniques des êtres. L'attitude se trouve précisément être un des facteurs modifiants les plus importants et les particularités anatomiques qui résultent des attitudes et les caractérisent sont l'antipode de ceux sur lesquels doit se baser une classification systématique. La meilleure classification systématique actuelle des Acéphales semble être celle basée sur les caractères des branchies.

existence, se trouvent constamment placés de telle façon que leur plan sagittal (bucco-ventro-ano-dorsal) soit perpendiculaire au plan sur lequel ils reposent ou progressent, et, les *pleurothétiques*, c'est-à-dire ceux qui dans les conditions normales de leur existence se trouvent constamment placés de telle façon que leur plan sagittal soit parallèle au plan sur lequel ils reposent. La Pholade, par exemple, enfouie dans l'argile les siphons dirigés en haut, l'orifice buccal dirigé en bas, la Nucule qui progresse à l'aide de son pied dans le sable sont dits euthétiques ; l'Huître ou le Pecten, au contraire, couchés sur une de leurs valves sont dits pleurothétiques[1].

Les lois de la pesanteur faisant que les animaux qui nous occupent ne peuvent reposer ou progresser que sur un plan sensiblement horizontal ou très légèrement incliné, on peut être amené à dire que les Acéphales euthétiques sont ceux dont le plan sagittal est vertical dans les conditions ordinaires de la vie, les pleurothétiques étant ceux dont le plan sagittal est horizontal ; on peut dire aussi de ces derniers qu'ils sont couchés sur le côté.

Les Euthétiques sont toujours libres (*Cardium*, *Unio*) ou lorsqu'ils sont fixés, c'est simplement à l'aide d'un organe filamenteux spécial appelé byssus. (*Arca*, *Mytilus*, *Tridacna*). Quant aux pleurothétiques, ils peuvent exceptionnellement être libres, mais le plus souvent ils sont fixés. Parmi les pleurothétiques libres on peut citer le Pecten et la Corbule ; parmi les pleurothétiques fixés qui sont presque la généralité l'Huître et la Chame.

La plupart des Dimyaires sont euthétiques, mais il n'y a pas de formes euthétiques parmi les Monomyaires, car dès qu'on passe des Dimyaires anisomyaires aux Monomyaires, le pleurothétisme tend à remplacer l'euthétisme. Cette tendance se constate très bien et se traduit par des caractères anatomiques particulièrement nets chez différentes formes d'Avicules, qui, de ce fait, peuvent être considérées comme des types de transition entre les Dimyaires anisomyaires et les Monomyaires. Le groupe des pleurothétiques est donc constitué d'abord par l'ensemble des Monomyaires, en second lieu par quelques dimyaires exceptionnels.

De même que parmi les Monomyaires pleurothétiques, il y a des formes libres comme le Pecten et des formes fixées comme l'Huître, il y a parmi les Dimyaires pleurothétiques également des formes

[1] Il ne sera pas question ici des conséquences morphologiques qu'entraine au point de vue de la symétrie de l'animal l'existence euthétique ou pleurothétique.

libres comme la Corbule et la Pandore qui se rattachent phylogéniquement, la première aux *Myidæ*, la seconde aux *Anatinidæ*, et, des formes fixées.

Il ne sera pas question ici des premières. Les formes Acéphales fixées en position pleurothétique peuvent être réparties en six familles :

DIMYIDÆ (*Dimya-Dimyadan*).

MYOCHAMIDÆ (*Myochama*).

CHAMOSTREIDÆ (*Chamostrea*).

CHAMIDÆ [1] (*Chama*, *Diceras*, *Requienia*, etc.)

ÆTHERIIDÆ (*Ætheria*, *Bartlettia* [2]).

RUDISTÆ (*Hippurites*, *Radiolites*, etc.)

Ces six familles n'ont entre elles aucun lien de parenté nécessaire.

Les *Dimyidæ* semblent se rattacher aux *Arcidæ*.

Les *Myochamidæ* et les *Chamostreidæ*, en effet, doivent incontestablement être rattachés aux *Anatinidæ* en raison de la présence chez elle comme chez les *Anatintdæ* d'un osselet intraligamentaire et de la régression de leur appareil branchial.

Les *Chamidæ* semblent être probablement, mais pas certainement encore, des *Cardiidæ*. Les *Ætheriidæ* sont, sans aucun doute, des *Unionidæ*. J'ai donné antérieurement pour ces dernières les raisons de cette manière de voir [3]. (existence fluviatile — nacre — constitution de la branchie — circonvolutions du tube digestif — absence des dents à la charnière — marche du développement).

Quant aux *Rudistæ*, il est, à mon avis, difficile de dire actuellement d'une façon certaine non seulement quel est le groupe auquel ils doivent être rattachés, mais encore quels sont exactement les genres qui doivent être compris sous cette dénomination. On ne connaît, en effet, des Rudistes que leur coquille c'est-à-dire l'organe qui étant le plus exposé aux actions extérieures varie dans la plus grande mesure et perd, par conséquent, le plus rapidement les caractères ancestraux qui permettraient de leur assigner une place dans la classification systématique.

Toutes ces formes dimyaires fixées en position pleurothétique subissent des conditions d'existence à peu près identiques, qui

[1] Certains auteurs tendraient actuellement à séparer au point de vue des affinités le genre *Chama* des genres *Diceras*, *Requienia*, etc. La question n'est pas encore tranchée et ne semble pas devoir l'être prochainement.

[2] On discute encore pour savoir si les *Bartlettia* sont fixées ou non ; en raison de ce doute il n'en sera pas question ici, non plus des *Mulleria* de la même famille qui sont des Monomyaires.

[3] R. ANTHONY. — Organisation et Morphologie des *Ætheriidæ* (*C. R. Acad. Sc.* 1904).

se résument à ceci : une température élevée et des eaux très agitées et peu profondes. En effet, on trouve ensemble sur toute la côte sud d'Australie les *Myochamidæ* et les *Chamostreidæ* animaux exclusivement actuels. Parmi les *Chamidæ*, les *Chama* actuelles se rencontre surtout dans la Mer Rouge, l'Océan Indien, la Mer des Antilles, les côtes du Pacifique et de l'Atlantique, suivant une large zône s'étendant assez loin de part et d'autre de l'Equateur. Avec les Polypiers elles contribuent à la formation de récifs et ce sont celles recueillies par M. Ch. Gravier sur les recifs de la Mer Rouge et du Golfe d'Aden, qui m'ont servi pour l'étude anatomique de ce genre. Quant aux *Diceras*, *Requienia*, *Toucasia* et autres formes fossiles analogues qui semblent, jusqu'à plus ample informé, devoir être rattachées à ce groupe, ils vivaient à la fin du Jurassique et au début du Cretacé sur des récifs analogues aux récifs actuels et où les conditions d'existence étaient apparemment les mêmes. Quoique fluviatiles les Æthéries vivent dans des conditions absolument comparables à celles des Chames, leur aire de répartition est au point de vue de la lattitude à peu près la même ; on les trouve dans la zone équatoriale africaine et son voisinage, dans les rapides des grands fleuves, le Nil, le Niger, le Sénégal, etc..., où les eaux sont violemment agitées. Quant aux *Rudistæ* du Crétacé supérieur ils étaient également comme les *Chamidæ* des animaux de mer chaude, de récifs.

Il est facile de concevoir comment ces deux conditions d'existence, une haute température et des eaux très agitées réalisées dans la région des récifs coralliaires et dans les rapides des grands fleuves équatoriaux de l'Afrique, a pu amener la fixation pleurothétique des Acéphales qui y vivaient. Une température élevée favorise comme l'on sait la surproduction de calcaire dont la fixation semble être une conséquence naturelle, les animaux ne pouvant en raison du poids qu'acquiert ainsi leur coquille se déplacer que difficilement et se trouvant condamnés à passer leur existence placés au même endroit. Il paraît naturel de penser que le contact prolongé avec le substratum doive par un processus que nous ignorons d'ailleurs et probablement très complexe amener la fixation, laquelle serait toujours pleurothétique en raison de la forme même de la coquille des Acéphales, qui généralement applatie d'un côté, latéral à l'autre, tranchante sur les bords, ne peut être posée que sur l'une de ses valves.

Le choc des vagues brise et détruit bientôt les formes les moins solidement fixées; les plus solidement fixées se sélectionnent ainsi naturellement, et, c'est de cette façon que semblent avoir dù se constituer les types qui font l'objet de cette étude.

La fixation pleurothétique ainsi établie entraîne chez les Acéphales dimyaires des modifications nombreuses parmi lesquelles une des plus importantes, peut-être, est la tendance à l'acquisition de la forme arrondie. Il est d'abord à remarquer que, comme toutes les formes animales fixées d'une façon générale, les dimyaires fixés et pleurothétiques, tendent d'une façon générale à arrondir leur base. Comment peut-on expliquer cet arrondissement? Supposons le cas, qui est d'ailleurs le plus fréquent, où le plan sur lequel repose l'animal est horizontal : l'arrondissement peut-être expliqué par l'homogénéité des conditions ambiantes; par le fait qu'il est fixé, l'animal n'a aucune raison de s'allonger ou de se raccourcir dans un sens plutôt dans l'autre, antero-postérieur ou dorso-ventral, comme l'animal qui se déplace; l'action de la pesanteur qui seule peut agir sur lui est précisément dirigée perpendiculairement au plan horizontal sur lequel il repose et ne peut, par conséquent, pas modifier la forme de son périmètre. Le Dimyaire pleurothétique fixé sur un plan horizontal, et tout animal d'une façon plus générale, s'arrondit pour les mêmes raisons qu'une goutte de cire chaude tombant sur un plan horizontal.

Si le plan sur lequel repose l'animal est légèrement incliné sur l'horizontale, les conditions seront les mêmes sauf en ce qui concerne l'action de la pesanteur et la base de l'animal au lieu d'être une circonférence sera une figure voisine de l'ellipse, ellipse dont l'excentricité croîtra avec l'angle d'inclinaison du plan sur l'horizontale. A l'appui de cette interprétation, j'ai de nombreuses observations faites sur celles des Chames de la mission Ch. Gravier qui m'ont été rapportées, fixées encore sur leur substratum.

Outre l'inclinaison du plan de fixation, différentes autres causes semblent pouvoir intervenir encore pour altérer la forme du périmètre de base : c'est ainsi que si l'on a affaire à un animal qui comme la *Myochama* est d'origine toute récente on peut avoir une forme qui soit loin d'avoir atteint la régularité d'une circonférence. Des obstacles existant dans le voisinage de l'animal au moment de son développement, ainsi qu'on voit le fait se produire souvent chez

les Ethéries qui, très nombreux sur un espace restreint, se gênent mutuellement dans leur développement, peuvent aussi être des causes d'altération de la forme circulaire. Les *Toucasia*, de même, présentent des altérations de la forme circulaire qui sont probablement dues aussi à des causes du même ordre.

Quoi qu'il en soit, j'ai étudié la façon dont s'effectue l'arrondissement chez les Dimyaires fixés en position pleurothétique ; il peut se produire suivant deux processus différents.

L'un d'eux, qui s'applique aux *Chamostreidæ* et aux *Chamidæ*[1],

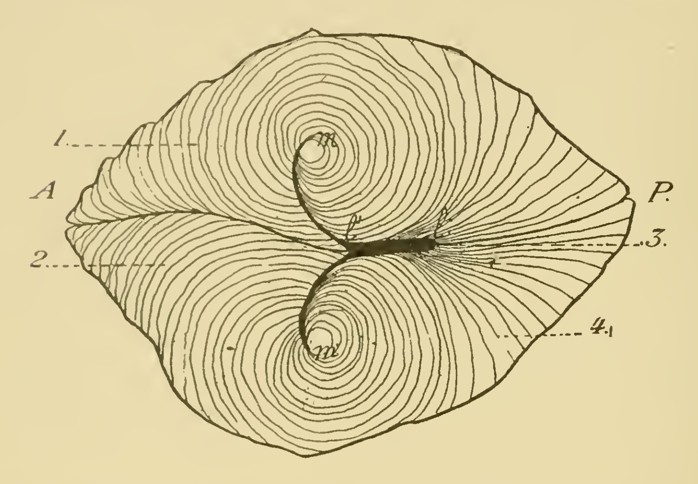


Fig. 1

Fig. 1 — Coquille fermée de *Chama* (vue dorsale). — 1. Valve libre. — 2. Valve fixée. — 3. Ligament. — 4. Stries d'accroissement (Schématique).

peut-être désigné sous le nom d'*enroulement* ; l'autre qui s'applique aux *Etheridæ* et aux *Rudistæ* peut-être désigné sous le nom de *pseudo-plicature* :

1. — Acquisition de la forme arrondie par enroulement. — Si l'on considère par sa face extérieure l'une des valves, la valve libre par exemple d'une coquille de *Chama* adulte choisie de telle façon que toutes ses parties soient nettement distinctes, c'est-à-dire une coquille n'étant ni roulée, ni couverte d'organismes calcaires cachant les détails de sa forme, on constate d'abord que le pourtour de chacune des valves possède une forme sensiblement arrondie plus ou moins suivant les cas comme il l'a été dit. Le crochet est très

[1] C'est à dessein que sont laissés de côté ici les *Myochamidæ* animaux peu évolués et qui sont loin d'avoir acquis pour encore la forme arrondie.

développé, enroulé suivant une hélice surbaissée. Les stries d'accroissement présent l'aspect représenté sur la figure 1, c'est-à-dire rencontrant très obliquement le ligament en arrière. Ce dernier s'étend de *l* en *m*. Si maintenant on regarde en vue dorsale la même coquille fermée de *Chama* (voir fig. 1), on aperçoit toujours les crochets déjà décrits et le ligament qui se présente sous un aspect tout spécial ; simple de *l* en *l'* il se divise en ce point en deux branches plus étroites l'*m* et l'*m'* qui suivent les bords

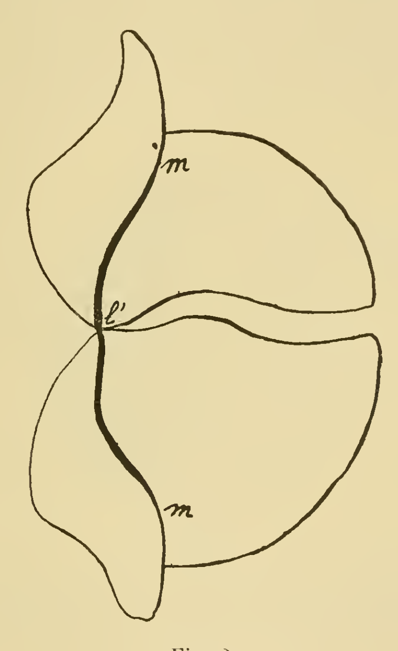


Fig. 2. — *Diceras sinistrum* (Deshayes). (Schématique).

antérieurs des crochets. Il est inutile de faire remarquer je pense que la partie *l l'* est seule fonctionnelle et que les parties l'*m* et l'*m'* en sont les dédoublements.

Chez les *Diceras* la disposition est la même, mais les crochets au lieu d'être enroulés en hélice surbaissée, sont enroulés suivant une hélice dont le pas est beaucoup plus considérable, il s'en suit que les branches l'*m* et l' *m'* du ligament étaient sur l'animal vivant beaucoup plus divergentes. (Voir fig. 2.)

Chez les *Requienia* et les *Toucasia* l'une des valves seule est enroulée en hélice allongée, alors que l'autre est très applatie, beau-

coup plus applatie même que chez les *Chama* et se trouve enroulée en spirale, simulant un opercule de Gastéropode ; dans ce cas la branche l'*m* du ligament est seule divergente inférieurement par rapport au plan de séparation des valves. Telle est la forme de la coquille et la disposition du ligament chez les *Chamidæ* adultes lorsque l'arrondissement s'est effectué. Les mêmes caractères se retrouvent chez des acéphales tout autres que les *Chamidæ*, *Isocardia cor* (L.) par exemple, qui n'est ni fixé, ni pleurothétique mais qui comme les Chames possède un contour sagittal arrondi et des crochets fortement enroulés en avant. C'est un remarquable cas de convergence [1]. *Chamostrea albida* (Lmk) possède un enroulement de sa valve fixée très analogue à celui des Chames ; quant à sa

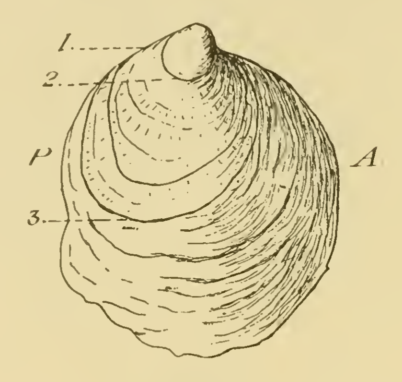


Fig. 3

Fig. 3. — Valve libre de jeune *Chama* sp? PA = 1 millim. 1/2. — 1. Place du ligament. — 2. Limite de la prodissoconque. — 3. Limite à partir de laquelle se produit la fixation.

valve libre elle est très applatie ressemblant à une valve aperculaire de *Requienia* ou de *Toucasia* mais avec un enroulement beaucoup moindre. On pourrait y voir à première vue une apparence de pseudo-plicature ; il n'en n'est rien.

J'ai étudié les stades successifs par lesquels passe pendant son développement la coquille des Chames actuelles avant d'acquérir la forme arrondie.

Chez les Chames actuelles la prodissoconque présente à peu près la forme générale d'un petit homomyaire normal allongé d'avant en arrière (Voir fig. 3). A ce stade l'animal est encore libre. Puis,

[1] Il est très probable que chez ces formes l'enroulement se fait de la même façon que chez les Chames. Reste à en déterminer la cause morphogénique.

par le fait d'une inégalité de l'accroissement de ses différents rayons, il prend insensiblement une forme allongée dorso-ventralement; il peut-être considéré alors comme ayant atteint le stade néalogique ou le stade nepionique de certains auteurs. (Voir fig. 3). C'est à partir de ce stade à peu près, que la coquille se fixe et à partir du moment où la fixation s'est produite, l'accroissement de la coquille suit une marche toute spéciale que semble déterminer cette tendance générale à l'arrondissement qui caractérise les organismes fixés et dont la raison a été donnée plus haut.

Chez les Acéphales, on le sait, c'est le bord du manteau qui secrète la coquille sur tout son pourtour sauf en une certaine région

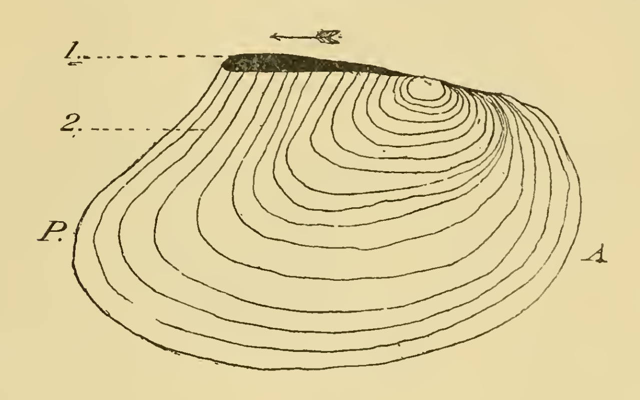


Fig. 4

Fig. 4. — Schéma destiné à montrer l'accroissement de la coquille chez un homomyaire normal (*Anodonta*).

dorsale située immédiatement en arrière des crochets et où se forme le ligament. Pour expliquer l'accroissement de la coquille, F. Bernard [1] a dit que les choses se passaient comme si chacune des valves tournant autour du ligament, les apports successifs de calcaire tendaient continuellement à remplir l'espace toujours croissant laissé entre les bords des deux valves par la rotation progressive de ces dernières.

En même temps, et à mesure que la coquille augmente de dimensions par l'apport de nouvelles couches calcaires, le ligament s'étend de plus en plus en arrière.

Chez les Dimyaires normaux les bords du manteau commencent

[1] F. Bernard. — Première note sur le développement et la morphologie de la coquille chez les Lamell. *Bull. Soc. géol. Fr.* XXIII, pp. 104-154.

à sécréter du calcaire immédiatement en arrière de la limite postérieure du ligament de telle façon que ce dernier s'étend suivant une ligne à peu près droite antero-postérieure dans le sens de la flèche et est, en outre, rencontré à peu près perpendiculairement par les couches calcaires (Voir fig. 4). Chez ceux qui prennent la forme arrondie par enroulement, les choses ne se passent pas ainsi et chaque nouvelle couche calcaire semble débuter toujours un peu en dessous de la précédente. Il en résulte que le ligament au lieu de se développer suivant une ligne droite se développe suivant une ligne courbe et est rencontré suivant un angle très aigu par les couches calcaires (voir fig. 5). En conséquence les valves tendent, lorsquelles

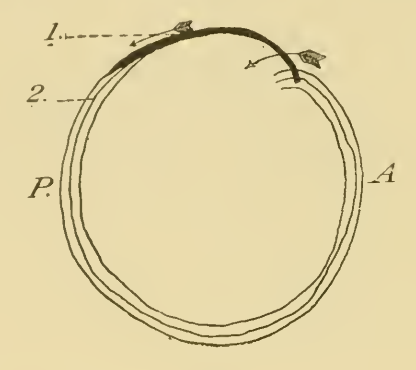


Fig. 5

Fig. 5. — Schéma destiné à montrer l'accroissement de la coquille et l'enroulement chez les *Chamidæ* (*Chama*).

s'ouvrent à s'écarter de plus en plus l'une de l'autre en avant exécutant un mouvement de rotation autour d'un axe transversal. Il en résulte que les deux moitiés de toute la région antérieure qui est la plus ancienne du ligament se séparent et que le point *l'* tend à se rapprocher de plus en plus du point *l*. De plus comme chaque nouvelle couche calcaire tend à remplir constamment l'espace laissé libre par l'entrebaillement des valves il s'en suit que l'apport de calcaire s'étend de plus en plus en avant à mesure que le ligament se déplace vers l'arrière, empiétant toujours sur la partie antérieure divisée de ce dernier. Il est facile de se rendre compte qu'un enroulement dans le sens de la flèche, est le résultat final de tout ceci et que le contour sagittal arrive à être complètement arrondi.

B. — ACQUISITION DE LA FORME ARRONDIE PAR PSEUDO-PLICATURE. — Si on considère par sa face extérieure la valve libre d'une *Ætheria senegalica* (Bgt), on voit, qu'abstraction faite des causes de déformation secondaire, la coquille présente une forme généralement arrondie. Le ligament se montre au fond et sur les bords d'une sorte de sillon situé en arrière du crochet ; ce dernier est d'ailleurs peu marqué. En vue dorsale de la coquille, le ligament apparaît sous la forme d'un petit triangle isocèle à surface cylindrique dont la pointe est dirigée en arrière (Voir fig. 6). Les côtés égaux de ce triangle s'insèrent sur la coquille au fond de sillons très profonds

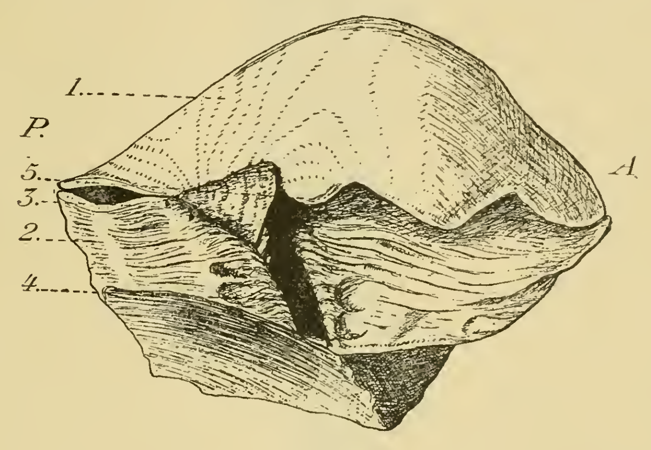


Fig. 6

FIG. 6. — Coquille fermée d'*Ætheria senegalica* (Bgt) (vue dorsale). 1. Valve libre. — 2. Valve fixée. — 3. Ligament fonctionnel. — 4. Place de l'ancien ligament. — 5. Crochet.

et obliques ; celui de la valve fixée, laquelle est munie d'un très long talon [1], s'étend très loin et présente dans ses parties les moins éloignées du triangle des restes de ligament détruit (Voir fig. 7). Le long du talon très allongé apparaît d'ailleurs un ligament sans fonction actuelle. Le petit côté du triangle est dirigé en avant et sur un plan plus ventral on aperçoit encore quelques parties ligamentaires. Si on examine maintenant une des valves par sa face intérieure après avoir sectionné le ligament on voit que ce dernier semble très nettement replié sur lui-même présentant au fond d'un

[1] Il n'est pas question dans cette note de la formation pourtant si importante et que je compte étudier plus tard du talon chez les Æthéries. La présence chez ses dernières d'un talon à ligament longitudinal et à cloisons transversales est encore un autre point de convergence avec les *Hippurites*.

sillon une pointe et qui se dirige vers le centre de la coquille. (Voir fig. 8). Cette pointe est absolument comparable à l'arête ligamentaire des Caprotines, des Caprines, des Hippurites et des Radiolites chez lesquelles pas plus que chez les Æthéries on ne voit la



Fig. 7

Fig. 7. — Valve fixée d'*Ætheria Caillaudi* (Ferus) montrant la rainure ligamentaire.

moindre trace d'un enroulement analogue à celui des Chames ou des *Diceras*.

J'ai eu la chance de pouvoir étudier la marche du processus d'arrondissement sur diverses formes jeunes d'*Ætheria senegalica* (Bgt) et d'*Ætheria Caillaudi* (Ferus) forme à talon très allongé. Dans l'un et l'autre cas la fixation est très précoce ; elle se produit lorsque l'animal a moins de 1 millimètre de long et qu'il reproduit

par sa forme générale un tout petit Unionidé. Le ligament est à ce moment très peu développé. Aussitôt fixé, l'animal commence à s'arrondir, mais par un processus tout différent de celui des Chames. La partie postérieure du manteau secrète des couches

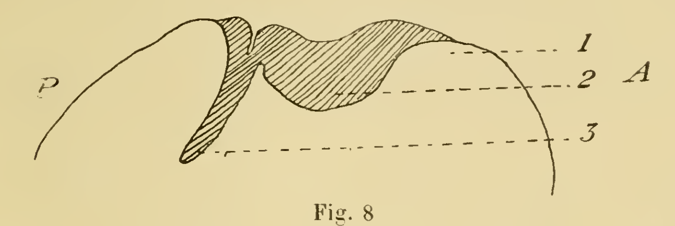


Fig. 8

Fig. 8. — Schéma destiné à montrer la disposition du ligament dans le genre *Ætheria*. 1. Place du crochet. — 2. Ligament. — 3. Pointe ligamentaire.

calcaires qui se prolongent de plus en plus loin dorsalement tout au contraire de ce qui se passe chez les Chames ; il en résulte que le bord dorsal devient sinueux et que c'est sur cette ligne sinueuse qu'est obligé de s'étendre le ligament dont le développement est

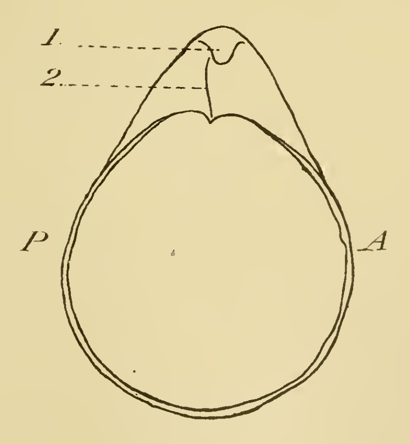


Fig. 9

Fig. 9. — Valve libre de *Caprotina striata* (d'Orb.). — 1. Crochet. — 2. Arête ligamentaire (Schématique).

beaucoup moins rapide que celui de la région postérieure de la coquille et qui n'est encore que très peu étendu au moment de la fixation.

Il en résulte une apparence de plicature. Telle est la formation de la pointe ligamentaire des Ætheries ; l'arête ligamentaire des

Rudistes doit avoir une origine tout à fait semblable. Peu marquée encore chez les Caprotines (Voir fig. 9) et les Caprines, ces dernières n'étant autre chose que des Rudistes développées suivant une spire, elle atteint son maximum chez les Hippurites (Voir fig. 10). A partir des Hippurites elle entre en régression chez les Radiolites les parties latérales du ligament ne pouvant, en raison de la compression, se développer et la partie médiane finissant par disparaître avec l'arête ligamentaire elle-même tout entière chez les Biradiolites

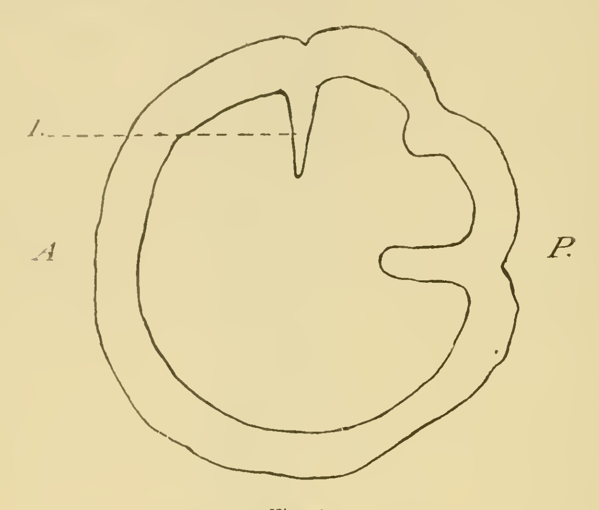


Fig. 10

Fig. 10. — Valve fixée d'*Hippurites radiosus* (Des Moulins). — 1. Arête ligamentaire (schématique).

où le ligament trop rapproché du centre de figure de la coquille n'eut plus pu fonctionner.

En résumé il résulte de tout ceci que :

1° La fixation en position pleurothétique paraît être la conséquence pour les Mollusques acéphales dimyaires de l'existence dans des eaux agitées et de haute température ;

2° La fixation pleurothétique paraît déterminer l'arrondissement de l'animal suivant son plan de fixation ;

3° Cet arrondissement peut s'effectuer par l'un ou l'autre des deux processus suivants :

Enroulement (*Chamidæ*, *Chamostreidæ*).

Pseudoplicature (*Etheriidæ*, *Rudistæ*).

4° La pseudo-plicature semble en grande partie la conséquence d'une fixation précoce et d'un développement moins rapide du ligament; l'enroulement, celle d'une fixation plus tardive et d'un moindre développement de la région postérieure de la coquille, le ligament ayant déjà atteint au moment de la fixation une certaine longueur. Il semble également que la forme de la coquille jeune au moment de la fixation et le sens général de son développement antérieur ait peut-être aussi une importance au point de vue de la détermination du mode d'arrondissement.

5° L'indépendance absolue de ces deux processus paraît rendre assez difficile à admettre l'idée, d'après laquelle les Rudistes à arête ligamentaire descendraient des formes enroulées comme les *Diceras* et les *Requienia*.

Il me semble peu aisé de passer des unes aux autres; l'arrondissement complet étant déjà obtenu par l'enroulement on ne voit pas comment pourrait se produire ensuite chez les descendants une arête ligamentaire. On ne voit d'ailleurs aucun reste d'enroulement chez les formes à arête ligamentaire. C'est pour cette raison que j'ai cru bien faire en séparant complètement au début de cette note les *Chamidæ* (*Chama*, *Diceras*, *Requienia*, *Toucasia*, *etc*..,) des Rudistes (*Caprotina*, *Caprina*, *Hippurites*, *Radiolites*, *Biradiolites*. *etc*...). Sans qu'il soit besoin de se prononcer sur les relations phylogéniques de chacun de ces genres en particulier, ni d'essayer de trancher définitivement la question, qui est tout autre, de savoir si, par exemple, les Chames appartiennent ou non au même phylum que les Diceras, et les Caprotines au même phylum que les Radiolites, il semble que l'on puisse toujours dire que les formes du 1er groupe ont entre elles des points de convergence considérables, qu'il en est de même de celles du second, mais qu'il semble peu facile de faire des unes les descendants directs des autres; tout au plus pourrait-on, sans sortir des limites de la prudence, qui doit toujours être recommandée en pareil cas, les considérer comme des formes pouvant provenir d'une souche commune et évoluées dans deux directions différentes [1].

[1] Ce travail qui n'est qu'une note préliminaire a été communiqué au Congrès international zoologique de Berne 1904. La question sera reprise ultérieurement avec plus de détail dans un mémoire sur les Mollusques acéphales pleurothétiques. Les recherches exposées ci-dessus ont été accomplies avec l'aide de matériaux des collections du Museum d'Histoire naturelle de Paris, de l'Ecole Nationale des Mines, du Laboratoire de géologie de la Faculté des Sciences de Grenoble.

REVUES CRITIQUES

XXXI

CHANGEMENT DE GÉNÉRATION ET CHANGEMENT D'HOTE CHEZ TRYPANOSOMA ET SPIROCHOETE.

D'après Fritz Schaudinn

(*Suite*)[1]

L'émigration des trypanosomes a travers le corps de *Culex pipiens*. — Comment les Trypanosomes gagnent-ils le sang du Hibou ? C'est un point que Schaudinn traite minutieusement dans le chapitre consacré à l'étude du *Culex pipiens*. Il montre d'abord le rôle important de la partie postérieure de l'œsophage. Quant l'Insecte est à jeun, cette dernière portion œsophagienne ou proventricule est invaginée dans l'intestin moyen. Elle



Fig. 4

Fig. 4. — Schema du développement des Trypanosomes mâles aux dépens de l'ookinète mâle.

y forme de nombreux plis ou villosités et son épithélium est composé de cellules à cuticule chitinisée, cuticule dont la mue constitue la membrane péritrophique. Au moment de la régénération épithéliale, l'épithélium du proventricule perd sa cuticule et les Trypanosomes viennent se fixer en grand nombre à ces cellules dénudées. Leur amas finit par être si considérable qu'il obture toute la lumière intestinale. La cuticule qui se reforme ne les détache pas. Mais, à la suite d'une nouvelle sucée du Cousin, le sang qui pénètre en masse dévagine le proventricule en le déplissant, et refoule l'amas des Trypanosomes qui restent attachés à la cuticule muée. Cette balle de parasites est entraînée jusqu'à la courbure dorsale du colon (courbure de Basili) où elle est arrêtée par le retrécis-

[1] Voir Notes et Revue, 1904, n° 9, p. CLV et n° 10, p. CLXIX.

sement du rectum. Or l'épithélium de cette région rectale a une cuticule délicate et une tunique musculaire très réduite de sorte que la balle peut la dilater et l'éphithélium altéré par compression laisse passer les Trypanosomes qui gagnent la lacune sanguine périintestinale. Ils arrivent ainsi soit aux ovaires, soit dans le cœur par les ostioles. Du cœur ils sont lancés à l'extrémité de l'aorte, directement dans la lacune qui entoure le pharynx aspirateur. Comme l'épithélium œsophagien est très délicat en cette région et privé de sangles musculaires, les Trypanosomes le traversent facilement et se retrouvent dans le pharynx par un chemin détourné. La piqûre du Cousin les injecte dans le sang de la Chouette.

A propos de cette piqûre, SCHAUDINN établit que les glandes salivaires n'ont pas le rôle qu'on leur attribuait. L'action venimeuse est due aux

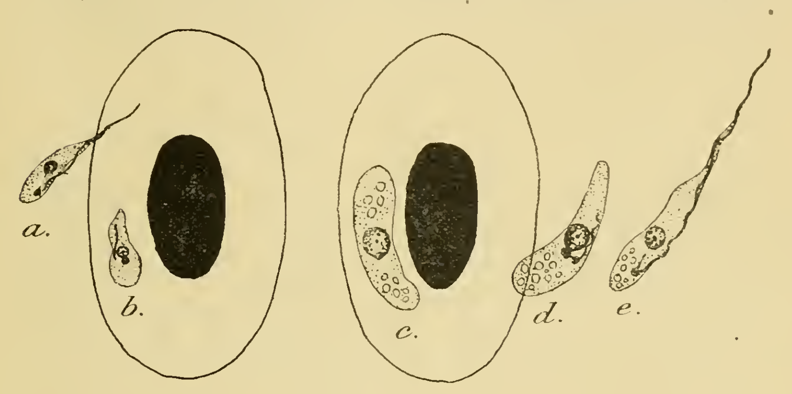


Fig. 5

FIG. 5. — Schéma des stades de repos et de mouvement des Trypanosomes indifférents dans le sang de la Chouette.

enzymes produites par des levûres, parasites constants du jabot. Ces levûres avec leurs enzymes et des bulles d'acide carbonique sont injectées dans la plaie et causent l'irritation des tissus attribuée à tort à la salive qui n'est pas du tout venimeuse.

L'ÉVOLUTION DES TRYPANOSOMES DANS LE SANG DE LA CHOUETTE. — Les Trypanosomes inoculés dans le sang d'*Athene noctua* sont ou des Trypanosomes indifférents ou des Trypanosomes femelles. Les Trypanosomes mâles n'arrivent que rarement dans le sang de l'oiseau où ils périssent rapidement.

Les Trypanosomes indifférents qui viennent de pénétrer sont très petits. Les formes les plus grosses se multiplient par division longitudinale. Les plus petites s'attachent aux érythrocytes (fig. 5, *a*) et grandissent durant six jours avec des alternatives de repos et de mouvement. Le jour ils sont parasites du globule à l'état d'*Halteridium*, la nuit ils redeviennent Trypanosomes [1] (fig. 5, *b*, *c*, *d*, *e*.). Le 6e jour, ils

[1] SCHAUDINN attribue ces reprises de vie active à l'abaissement de la température du sang durant la nuit. Cet abaissement de la température est-il établi pour les Rapaces nocturnes ?

quittent le globule et se multiplient activement par division longitudinale jusqu'à ce qu'ils aient atteint la limite inférieure de leurs divisions. Les petits flagelles ainsi produits se fixent de nouveau aux globules, le développement recommence, et le sang est finalement inondé de parasites.

Enfin, de ces Trypanosomes indifférents, sous la forme *Halteridium*, naissent des formes sexuées, macrogamètes et microgamétocytes. Les macrogamètes ne subissent la réduction chromatique que dans le moustique et après avoir acquis leur forme de gamète ; leurs noyaux de réduction ne sont expulsés qu'après la fécondation (fig. 1 *a*.) Les microgamétocytes du sang produisent les gamètes mâles comme les ookinètes mâles du Cousin. La réduction chromatique s'opère donc dans les divisions qui précèdent la différenciation du gamète mâle.

Ces divers éléments sont absorbés par le Cousin qui pique une Chevêche et la fécondation s'opère dans l'intestin de l'Insecte. Nous retrouvons l'ookinète d'où nous sommes partis.

II. *Le cycle de Spirochœte Ziemanni (=* Hœmamœba Ziemanni *Laveran)*

Dans le sang de la Chouette, *Athene noctua*, comme dans l'intestin de *Culex pipiens* évoluent encore deux autres Hématozoaires, un *Proteosoma* et *Hæmamœba Ziemanni* Laveran qu'il faudra appeler *Spirochæte Ziemanni*. SCHAUDINN mentionne seulement le *Proteosoma* dont le cycle est pareil au cycle du *Proteosoma* du Moineau. Le développement de *Spirochæte. Ziemanni* est décrit avec précision. Il est si voisin de celui de *Trypanosoma noctuæ* qu'il suffit de signaler les différences des deux évolutions.

L'ookinète de *Spirochæte Ziemanni* Laveran devient vermiforme et s'enroule en peloton durant que les noyaux se multiplient. La division nucléaire rappelle celle des Coccidies et le karyosome ou noyau interne, qui ultérieurement deviendra le blépharoplaste, fonctionne comme fuseau central. Les noyaux nombreux de cette schizogonie s'isolent en s'entourant de cytoplasme et donnent naissance à autant de Trypanosomes. Selon les ookinètes, les Trypanosomes sont indifférents, mâles ou femelles. Cependant ils n'ont pas l'apparence des Trypanosomes précédents. Très allongés, avec leur blépharoplaste dans la région postérieure, ce sont de véritables spirochètes (fig. 6 *a*). En effet ils se divisent longitudinalement, mais les deux individus restent attachés par leur extrémité postérieure, et ils continuent de se diviser donnant les associations caractéristiques des Spirochètes (fig. 6. *b*. *c*.) Or, les Spirochètes produits dans ces divisions ont des formes si petites qu'elles ne sont pas discernables en tant qu'individus isolés[1]. On ne les reconnaît qu'en rosaces d'agglutination (fig. 6. *e*.) « D'après mes calculs, dit SCHAUDINN, de telles formes doivent traverser un filtre Chamberland. » Voici donc un Protozoaire parasite, qui à de certains stades est un gros élément cellulaire, et à d'autres stades n'est plus qu'un Microbe invisible. Le fait de

[1] Des spirochètes pareils ont été observés par LÉGER (C. R. Ac. Sc. 1902) dans le Chironome VIGNON (C. R. Ac. Sc. 1899), les vit le premier, mais trompé par leur ténuité et leur adhérence à l'epithelium, ils les prit pour des cils vibratiles.

traverser les filtres les plus fins ne prouve donc rien contre la nature « protozoaire » d'un Microbe pathogène.

Dans le Cousin, *Spirochœte Ziemanni* habite les tubes de Malpighi. Au moment de la régénération épithéliale, une grosse balle de vieilles cellules est entraînée avec les parasites vers la courbure de Basili, et de là les Spirochètes se comportent comme les *Trypanosoma noctuæ*.

Dans la Chouette, *Spirochœte* est parasite des hématoblastes. C'est donc dans les organes hématopoiétiques qu'il faut chercher les stades de repos, lesquels alternent avec les stades de mouvement. On a là de gros Trypanosomes mâles et femelles, faciles à distinguer des *Trypanosoma noctuæ*. Comme leurs noyaux ont 16 chromosomes, les Trypanosomes de *Spirochœte* ont 16 myonèmes, 8 sur chaque face latérale.

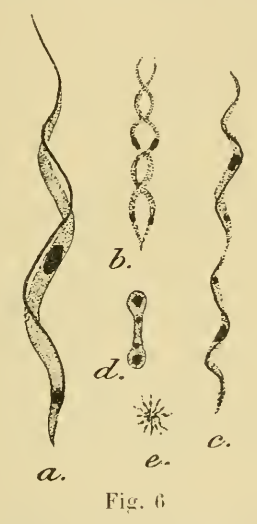


Fig. 6

Fig. 6. — Différents stades des Spirochètes indifférents de *Spirochœte Ziemanni* Laveran. *a*, animal très grossi. *b*, division longitudinale. *c*, union de 2 individus par l'extrémité postérieure après division. *d*, stade de repos. *e*, agglomération de très petits individus.

Schaudinn conclut de ces différences qu'il faut distinguer les deux genres *Trypanosoma* et *Spirochœte*. Il les fait dériver d'un Flagellé primitif hypothétique dont le genre *Trypanoplasma* Laveran et Mesnil serait le type actuel le plus voisin. Le flagellé primitif, pourvu d'un noyau de nutrition et d'un noyau locomoteur, possédait un flagelle antérieur et un flagelle postérieur, et comme pour Schaudinn, l'extrémité qui se fixe est l'extrémité antérieure, chez *Trypanosoma* c'est le flagelle antérieur qui persiste, et chez *Spirochœte* le flagelle postérieur serait seul développé [1].

[1] Cette interprétation théorique parait contestable. Mesnil (*Bull. Inst. Pasteur*, II, n° 5) fait justement remarquer à ce propos que *Trypanosoma Lewisi* se fixe par l'extrémité postérieure dans le sang et par l'extrémité antérieure dans les cultures. Et d'autre part, Schaudinn pour construire son Hémoflagellé primitif, s'est basé sur le genre *Trypanoplasma* qui ne fut pas bien compris par Laveran et Mesnil. D'après Léger (C. R. Ac. Sc. avril 1904) ces auteurs ont fait confusion entre le noyau et le blépharoplaste, et de là mal interprété l'insertion des flagelles.

Avec ces admirables observations, nos classifications des Protistes sont bien ébranlées. Nous suivons à tous les moments de son évolution un même parasite, et il est successivement Sporozoaire, Flagellé et Microbe invisible. Voilà pour la zoologie.

Au cours de l'analyse, nous avons rendu compte des résultats cytologiques. La véritable réduction chromatique est trouvée, avec ses groupes quaternes, précédant la fécondation. Les phénomènes nucléaires qui suivent la fécondation peuvent simuler la réduction, mais leur interprétation doit être autre. Il s'agit soit de cellules sexuelles qui rejettent une partie de leur noyau hermaphrodite, soit de cellules qui se reconstruisent pour la vie active et ont alors 2 noyaux, un pour l'ectoplasme fournissant l'appareil locomoteur, un pour l'endoplasme présidant à la digestion de la nourriture. Au stade apparemment uninucléé, le karyosome englobant le centrosome est un noyau à l'intérieur du premier. Il est l'équivalent du blépharoplaste. Rappelons que les découvertes de SCHAUDINN chez les autres Protistes généralisent cette idée, qui lui appartient, de l'origine binucléée de toutes les cellules. Les recherches présentes précisent encore plus l'origine du centrosome. D'ailleurs SCHAUDINN nous promet pour son mémoire définitif une comparaison minutieuse du gamète trypanosome et du spermatozoïde des Métazoaires, qu'il trouve homologues dans toutes leurs parties.

Ce mémoire si considérable pour la biologie l'est encore plus peut-être pour la pathologie. Maintenant, les spirilloses, la fièvre jaune, les piroplasmoses, les trypanosomiases et le paludisme doivent être des maladies très voisines dues à un même groupe d'Hématozoaires, et le programme des recherches à faire pour le démontrer se trouve tout tracé. Déjà SCHAUDINN signale l'identité de structure de *Spirochæte anserina* (spirillose des Oies), *Spirochæte Obermeiri* (fièvre récurrente) et du *Spirochæte Ziemanni*. C'est seulement leur évolution qui pourrait faire distinguer spécifiquement les spirilles pathogènes du Spirochète de la Chouette.

Tous les résultats des recherches sur la fièvre jaune concourent à faire attribuer à un Spirochète la cause de la maladie. Le *Myxococcidium stegomyæ* de PARKER, BEYER et POTHIER est cette Levûre que SCHAUDINN trouve d'une façon constante dans le jabot des Moustiques. Mais *Stegomya fasciata* est bien l'insecte qui communique la fièvre jaune et il doit contenir un très petit Spirochète qui passe à travers les filtres (REED, CARROL, etc.) tout comme *Spirochæte Ziemanni*.

Que les piroplasmoses et les trypanosomiases doivent être rapprochés du paludisme, cela n'est guère douteux. La structure du piroplasma c'est la structure d'un *Trypanosoma* au repos dans un globule du sang et déjà on a observé, dans la piroplasmose bovine, à côté des parasites typiques, des formes libres, Trypanosomes ou Spirilles, qui existent aussi dans l'intestin des Tiques (KOSSEL et WEBER, THEILER). Or SCHAUDINN vient de trouver les Trypanosomes à deux moments du cycle dans le Plasmodium de la malaria. Et il a observé aussi la transmission par les œufs des parasites malariques à toute la descendance de l'Anopheles.

SCHAUDINN dit avec raison que les travaux de MAC CALLUM et de ROSS ont marqué le début d'une ère nouvelle pour la connaissance de la Malaria. Avec sa communication, c'est aussi une ère nouvelle qui commence pour la pathologie des maladies à Protozoaires, pour l'histoire des Flagellés et des Sporozoaires et pour la cytologie générale.

O. DUBOSCQ.

XXXII

BIBLIOTHÈQUE DU LABORATOIRE ARAGO[1]

MÉMOIRES ET VOLUMES ISOLÉS

J (*Suite*)

JANET (C.). — Sur la morphologie du squelette des segments post-thoraciques chez les Myrmicides, Beauvais, 1894.

JANET (C.). — Sur l'appareil de stridulation de *Myrmica rubra* L., Paris, 1894.

JANET (C.). — Etudes sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles, Paris, 1894-1898.

JANET (C.). — Etudes sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. Structure des membranes articulaires, des tendons et des muscles (*Myrmica, Camponotus, Vespa, Apis*), Limoges, 1895.

JANET (C.). — Sur l'organe de nettoyage tibio-tarsien, *Myrmica rubra* L., Paris, 1895.

JANET (C.). — Les Fourmis, Paris, 1896.

JANET (C.). — Sur le *Laxius mixtus*, l'*Antennophorus Uhlmanni*, etc., Limoges, 1897.

JANET (C.). — Rapports des Animaux myrmécophiles avec les Fourmis, Limoges, 1897.

JANET (C.). — Etudes sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles, Lille, 1897.

JANET (C.). — Système glandulaire tégumentaire de la *Myrmica rubra*. Observations diverses sur les Fourmis, Paris, 1898.

JANET (C.). — Etudes sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. Aiguillon de la *Myrmica rubra*. Appareil de fermeture de la glande à venin, Paris, 1898.

JANET (C.). — Sur l'emploi des désinences caractéristiques dans les dénominations des groupes zoologiques, Beauvais, 1898.

JANET (C.). — Recherches sur l'anatomie de la Fourmi et essai sur la constitution morphologique de la tête de l'Insecte, Paris, 1900.

[1] Voir *Notes et Revue* 1901, nos 2, 4, 5, 1902, nos 2, 3, 6, 7, 1903, nos 1, 2, 5, 8, 9, 1904, no 2, 4, 7 et 8.

Janssens (F.). — Les branchies des Acéphales, Louvain, 1891.

Jeffreys (J.-G.). — British conchology, 5 vol., London, 1862-1869.

Jeffreys (Gw.) et C.-B. Carpenter. — Report on the "Valourous" expedition, London, 1876.

Jelly (E.-C.). — A synonymic catalogue of the recent marine Bryozoa, London, 1889.

Jennings (A.-V.). — On the true nature of *Möbiusispongia parasitica*, London, 1895.

Jennings (A.-V.). — On a new genus of Foraminifera of the family *Astrorhizidæ*, London, 1895.

Jennings (A.-V.). — On the structure of the Isopod genus *Ourozeuktes* Milne-Edwards, London, 1895.

Johnson (H.-P.). — Collateral budding in Annelids of the genus *Trypanosyllis*, Boston, 1902.

Johnston (G.). — A history of the British Zoophytes, 2 vol., London, 1847.

Joliet (L.). — Etudes anatomiques et embryogéniques sur le *Pyrosoma giganteum* suivies de recherches sur la faune de Bryozoaires de Roscoff et de Menton, Paris, 1888.

Joly (N.). — Etude sur les métamorphoses des Axolotls du Mexique (*Siredon mexicanus* Shaw), Montpellier, 1872.

Joly (N.). — Etudes sur les mœurs, le développement et les métamorphoses du Macropode (*Macropodus paradisi* nobis), Montpellier, 1873.

Joly (N.) et E. Joly. — Nouvelles recherches sur le *Prosopistoma*, Montpellier, 1875.

Joly (N.). — Etude sur l'embryogénie des Ephémères, Paris, 1876.

Joly (N.) et E. Joly. — Contributions à l'histoire naturelle et à l'anatomie des Ephémérines, Montpellier, 1876.

Joly (N.). — Sur le placenta de l'Aï (*Bradypus tridactylus* Linné), Toulouse.

Jordan (D. St.) et J.-O. Snyder. — Description of nine new species of Fishes contained in museums of Japan, Tokyo, 1901.

Joubin (L.). — Recherches sur l'anatomie comparée des glandes salivaires, Poitiers, 1888.

Joubin (L.). — Note complémentaire sur l'appareil lumineux d'un Céphalopode : *Histioteuthis Ruppelli* Verany, Rennes, 1893.

Joubin (L.). — Les Némertiens, Paris, 1894.

Joubin (L.). — Nouvelles recherches sur l'appareil lumineux des Céphalopodes du genre *Histioteuthis*, Rennes, 1894.

Jourdan (E.). — Note sur l'anatomie du *Distomum clavatum* Rud, Montpellier, 1881.

Jourdain (S.). — Notice zoologique et anatomique sur une espèce de Chéroptère (*Chæropterus Quatrefagesi*) des côtes de la Manche, Paris, 1868.

Jourdain (S.). — Note sur les organes génitaux et l'accouplement de quelques Limaciens, Montpellier, 1879.

JOURDAIN (S.). — Sur une forme très simple du groupe des Vers, Montpellier, 1880.
JOURDAIN (S.). — Recherches sur le système lymphatique de la *Rana temporaria*, Paris, 1882.
JOURDAIN (S.). — Mécanisme de la respiration des Tortues terrestres, Saint-Vaast-la-Hougue, 1886.
JOURDAIN (S.). — Affinités zoologiques des Pantopodes, Paris, 1892.
JOURDAIN (S.). — Le styloprocte de l'Uropode végétant et le stylostome des larves de Trombidion, Paris, 1899.
JOURDAIN (S.). — Sur la conformation de l'appareil de la génération de l'*Helix aspersa* dans le jeune âge, Montpellier.
JOURDAIN (S.). — Sur les *Ammodytes* des côtes de la Manche, Montpellier.
JOURDAN (E.). — Les sens chez les Animaux inférieurs, Paris, 1889.
JOURDRAN (E.). — Les Ophidiens de Madagascar, Paris, 1903.
JOYEUX-LAFFUIE (J.). — Sur un cas intéressant d'atavisme chez le Cheval, Caen, 1891.
JOYEUX-LAFFUIE (J.). — Sur un cas de tumeurs symétriques d'origine parasitaire chez une Alouette, Caen, 1894.

TABLE SPÉCIALE DES NOTES ET REVUE

1904. [4]. Vol. II

Articles originaux

Revues Critiques

Comptes rendus bibliographiques

Catalogue de la Bibliothèque du Laboratoire Arago

Paru le 15 Octobre 1904.

Les directeurs :

G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Ed. MORIEU, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail. Paris (6e) — Téléphone : 704-75

RÉSULTATS

D'UNE EXPÉDITION ZOOLOGIQUE

AU LAC BAÏKAL

PENDANT L'ÉTÉ DE 1902

PAR

A. DE KOROTNEFF

Professeur à l'Université de Kiev

Grâce à l'aimable intervention du ministère de l'agriculture et avec l'aide de son Excellence M. le ministre A. Ermoloff, j'ai pu entreprendre deux excursions préliminaires au lac Baïkal, pendant les mois d'été de 1900 et 1901, dont le but fut une exploration générale de ce lac au point de vue biologique. Les grandes profondeurs des eaux de ce lac, qui dépassent celles des autres lacs du vieux continent, les bords escarpés qui le limitent, son climat peu favorable, en rendent l'exploration presque impossible pour de simples particuliers. L'étude du Baïkal au point de vue hydrographique a demandé non seulement des années, mais une organisation très coûteuse ; de même, l'étude de la faune de ce lac ne pouvait se faire autrement que par des spécialistes munis d'instruments compliqués et appropriés, ayant à leur portée tous les moyens de navigation.

Le « Comité de la Sibérie [1] », vu les résultats obtenus par les dites excursions préliminaires, prit part, avec le consentement de son Altesse,

[1] Une institution, qui s'occupe des affaires politiques et économiques de cette vaste contrée.

le prince héritier, à l'organisation d'une nouvelle expédition zoologique. Pendant l'été de 1902 il a été organisé sous ma direction une expédition au lac Baïkal, dont le personnel se composait de huit membres. Nous étions en possession de fonds suffisants pour défrayer largement les dépenses de nos recherches.

Mes explorations précédentes au Baïkal, dont j'ai donné les comptes rendus dans le Recueil du Jubilé de la société de Géographie de Saint-Pétersbourg (section orientale), ont prouvé que ce lac présente non seulement un grand intérêt scientifique, mais une importance commerciale en ce qui concerne l'ichtyologie du bassin, et les riches matériaux que nous avons recueillis cette année vont, ainsi que je l'espère, le démontrer surabondamment. Cependant je n'ai pas l'intention de me prononcer actuellement sur les questions purement ichtyologiques; cette tâche revient à M. Kousnetzoff, membre de notre expédition et spécialiste en ce qui concerne la pêche. Nos propres recherches ont eu un caractère tout spécial, dont le but était de donner un aperçu complet, autant que possible, de la faune du Baïkal.

En outre, nous avons étudié spécialement la faune des grandes profondeurs, qui est particulièrement intéressante vu l'influence que la grande pression de l'eau et le manque de lumière exercent sur l'organisation des êtres qui habitent les régions abyssales. L'exploration du fond du Baïkal a un double intérêt : d'abord et surtout parce que les explorations dans de semblables profondeurs dans les eaux douces n'avaient pas encore été effectuées et, ensuite, parce que le lac Baïkal est un bassin *sui generis*. Si sa faune littorale, qui est censée se trouver dans des conditions normales d'existence, possède son caractère spécial, combien sa faune abyssale ne doit-elle pas être différente. En somme, il s'agissait surtout de démontrer la différence qui existe entre la vie animale de la mer et celle de l'eau douce dans les grandes profondeurs.

Le lien qui unit les problèmes théoriques et pratiques de la faune de n'importe quel bassin est le plancton, qui procure la nourriture

aux représentants les plus élevés de l'échelle animale et qui sont intéressants au point de vue commercial. Pour pouvoir tirer des conclusions générales de l'étude du plancton nous avons recueilli beaucoup de matériaux, mais pour se procurer une collection plus ou moins complète il faudrait y passer plusieurs années de suite et non y faire un court séjour pendant les mois d'été. L'étude macroscopique si précieuse dans les autres questions concernant la faune ne donne pas grand chose en ce qui concerne le plancton. Nous nous servions donc du microscope, quoique les conditions de notre séjour au Baïkal, — nous campions sous la tente — rendissent la chose difficile. L'analyse du plancton est d'autant plus difficile qu'elle doit être qualitative et quantitative, ce dernier terme signifiant la somme de matière organique qui peut se trouver dans une unité de capacité donnée, étude qui exige beaucoup de temps et pas mal d'expérience.

I

La campagne scientifique que nous venons de terminer et dont j'aborde maintenant l'exposé sommaire, demandait une préparation attentive au sujet de laquelle je veux dire ici quelques mots. L'usage d'un bateau à vapeur est indispensable pour mener à bien une exploration, vu qu'il faut non seulement faire des recherches à bord, mais pouvoir faire stationner le navire dans les endroits les plus intéressants.

En arrivant au Baïkal nous apprîmes qu'à cause de la construction du chemin de fer de ceinture du Baïkal les bateaux privés ne pourraient être affretés qu'à une époque lointaine ; nous eûmes alors recours aux bateaux du gouvernement. Grâce à la bienveillante autorisation du ministre des Ponts et Chaussées nous avons pu disposer de temps à autre d'un petit bateau, « le Barde », qui navigue ordinairement entre la gare du Baïkal et Listvinitschnoe, village situé sur la rive opposée de l'Angara (fig. 1), et d'un autre bateau, le « Lieutenant Malyguine », plus grand que le « Barde », et qui faisait des parcours plus considérables. Les petites dimensions du « Barde »

ne nous permettaient pas de nous éloigner trop de Listvinitschnoe ni faire des dragages profonds ; nous nous servions de ce bateau pour nous déplacer en vue des travaux des scaphandriers et pour utiliser le filet vertical, qui n'exige pas un treuil à vapeur, indispensable pour les dragages profonds.

Le treuil à vapeur qui était sur le pont de l'autre bateau nous permit de faire des dragages dans les grandes profondeurs, et les dimen-



Fig. 1. — Listvinitschnoe

sions considérables du « Malyguine » nous ont donné le moyen de le transformer en un laboratoire flottant où nous classions les matériaux, les conservions, les dessinions et où nous travaillions au microscope.

Notre séjour sur le « Malyguine » peut être divisé en trois périodes : nous passâmes les premiers huit jours dans le sud du Baïkal, à Koultouk en collectionnant la faune littorale et terrestre.

Ensuite nous allâmes à la Petite Mer (fig. 2) et nous y passâmes huit jours pour nous rendre après au nord, à Angarsk, où nous visitâmes les différents points du littoral est et ouest du Baïkal ;

en même temps nous avons étudié le Baïkal à l'endroit de ses plus grandes profondeurs. Notre séjour dans la Petite Mer nous a donné les meilleurs résultats au point de vue scientifique ; nous y trouvâmes sur les pierres retirées du fond de l'eau une faune très riche, laquelle nous a permis d'enregistrer de nombreuses espèces nouvelles de différentes classes du règne animal. En somme, notre séjour dans la Petite Mer fut des plus agréables et en même temps le plus profi-



Fig. 2. — Campement de l'expédition sur les rivages de la « Petite Mer. »

table de toute notre expédition. Comme agrément, les beautés des paysages environnants y furent pour beaucoup.

A notre rentrée à Listvinitschnoe, après un mois de navigation sur le « Malyguine » nous apprîmes que l'activité des bateaux qui fournissaient les matériaux pour la construction du chemin de fer avait diminué. Un des grands bateaux de la Compagnie Nimtschinoff, le « Jacob » était libre et nous l'avons loué (fig. 3). Nous installâmes de nouveau le treuil à vapeur sur le pont du bateau et la campagne fut

continuée ; le plan de cette nouvelle expédition fut pareil à celle faite à bord du « Malyguine », c'est-à-dire l'exploration du littoral dans un aussi grand nombre de points que possible ainsi que des dragages dans les grandes profondeurs. Pendant cette campagne nous visitâmes un grand nombre d'endroits en commençant par la porte de la Petite Mer ; nous visitâmes l'embouchure de Kourma (sur la Petite Mer),



Fig. 3. — Dragage dans le sud du Baïkal.

le cap Katscherikovsky, Pokoïniki, Goremiki, l'île de Bogoutschani, l'embouchure d'Angara, puis de nouveau Bogoutschani, les îles Ouschkani, les eaux thermales de Goriatschenskaïa, la rive orientale de l'île Olchon (non loin du cap Igemei) où le sondeur nous a relevé la plus grande profondeur de toute la campagne : 1,700 mètres, et ensuite la baie Krestovka. Le temps nous fut favorable pendant toute la durée de notre voyage, ce qui nous donna le moyen de collectionner le riche matériel que nous possédons actuellement. Deux fois seulement le Baïkal nous a boudés ; la première fois nous

eûmes le temps de nous réfugier dans le golfe de Bargouzine. Néanmoins les vagues devinrent noires, nous couvrirent d'écume, arrachèrent l'une des deux ancres et faillirent nous rejeter sur une rive plate et couverte d'un brouillard gris. La seconde fois il nous arriva la même aventure près de la côte de l'île Olchon, et d'une manière inattendue et imprévue. Mais cette fois le danger provenait de notre bateau qui prit une bande de 20 degrés du côté gauche et comme il était vieux et usé, nous eûmes de l'eau dans nos cabines pendant vingt-quatre heures.

Dans le but d'exécuter le mieux possible le plan de notre expédition, nous partageâmes le travail entre nous : je me chargeais des travaux microscopiques, mon adjoint au laboratoire de zoologie de Villefranche-sur-Mer, M. M. Davidoff, docteur en zoologie, surveillait les dragages et s'occupait de l'entretien ; le conservateur du musée de l'Université Saint-Vladimir, M. I. Semenkewitsch, fixait les animaux; l'assistant à l'Université Saint-Vladimir, M. B. Svartschevsky, fut chargé de travaux ichtyologiques et entomologiques de différents endroits du littoral du Baïkal ; le licencié de l'Université de Saint-Pétersbourg, M. A. Rachmanoff, préparait généralement les matériaux qui devaient servir à l'étude histologique ; M. V. Sovinsky, étudiant ès sciences naturelles, photographiait et collectionnait les plantes; M. A. Derjavine, licencié de l'Université de Kazan, dessinait à l'aquarelle les espèces nouvelles que l'on prenait vivantes. Enfin était attaché à l'expédition, comme adjoint, M. I. Kousnetzoff, spécialiste pour la pêche et la pisciculture.

Le grande nouveauté de notre campagne fut une large application du scaphandre. Jusqu'à présent, à ma connaissance, aucune expédition zoologique ne s'est servie d'une manière suivie de cette méthode d'exploration, surtout pour les eaux douces. Chaque jour le scaphandrier passait plusieurs heures de suite au fond du Baïkal et retirait, d'après nos instructions, tout ce qui nous intéressait le plus. Les travaux exécutés par le scaphandrier (fig. 4) s'effectuaient pendant l'exploration du littoral dans des profondeurs qui certainement ne

dépassaient pas quarante mètres. Sur les pierres qu'il remontait se trouvait une faune très riche : Vers variés, Sangsues, surtout des Planaires et des Chétopodes, des petits Crustacés et parfois des Poissons. L'unique moyen d'avoir des pierres du fond du lac, si l'on n'utilise pas le scaphandre, est le dragage, mais les pierres amenées par la drague sont toujours plus ou moins abîmées, tandis que le scaphan-



Fig. 4. — Travail du scaphandrier.

drier nous les retirait couvertes d'une riche végétation dans laquelle grouillaient les animaux de toute espèce.

En parlant des travaux du scaphandrier je ne puis passer sous silence l'incident suivant. Parmi les dix hommes du personnel, que le ministre de la marine a aimablement mis à notre disposition, se trouvait le scaphandrier Ivanoff. L'ayant examiné au point de vue médical et ayant constaté que ses poumons et son cœur étaient en bon état (et comme il n'était sujet ni aux

hémorragies ni aux vertiges), je l'admis aux travaux à condition qu'un scaphandrier déjà expérimenté assistât à sa première descente. Pendant celle-ci, et sans raison apparente, Ivanoff perdit son sang-froid et n'ayant pas su se servir de la soupape de sûreté qui se trouve dans le casque du scaphandre, il remonta à la surface les mains vides. La seconde descente eut lieu dans un endroit peu profond (pas plus de 8 m.) ; elle dura très peu de temps et se passa sans accident. Le scaphandrier nous apporta plusieurs pierres ; mais sa troisième descente m'inquiéta sérieusement, vu la responsabilité que j'avais. L'accident eut lieu dans le sud du Baïkal, non loin du cap et du port Schebertui. Après sondage à cet endroit, dont la profondeur ne dépassait pas 24 mètres, Ivanoff descendit dans l'eau, alla sous le bateau, tira trop le tuyau du scaphandre et, ce qui m'effraya le plus, ne manifesta aucun signe de vie : il ne bougeait pas, n'émettait pas de bulles d'air, et ne tirait pas la corde à signal ; en raison de cela nous passâmes quelques minutes dans une angoisse affreuse. Ensuite il surnagea, inanimé, l'habit de scaphandrier entièrement gonflé. Nous l'avons ramené contre le bateau, remonté à bord et ce n'est qu'à ce moment qu'il commença à faire des mouvements lourds et lents, puis il gravit péniblement l'échelle. On lui ôta immédiatement le casque et nous aperçumes son visage tout blême et ses yeux injectés à cause de l'hémorragie de la sclérotique. Il nous a avoué d'une voix faible qu'il s'était évanoui. Il est évident que cette fois comme à sa première descente il n'avait pas su manier la soupape, ce qui occasionna une grande pression. Cet accident, qui heureusement n'eut pas de suites fâcheuses, aurait pu faire perdre la vue à l'infortuné scaphandrier, si l'hémorragie avait été interne. Dans la suite je n'ai plus employé Ivanoff. J'ai eu recours aux services d'un autre scaphandrier lequel travaillat à forfait pendant toute la durée de notre campagne. Il nous rendit de précieux services. Je recommande à tous les naturalistes chargés de la direction d'une expédition semblable à la nôtre d'utiliser un scaphandrier expérimenté, car son aide contribuera beaucoup à la réussite de leur entreprise.

Je vais mentionner maintenant les instruments de pêche dont nous nous sommes servis pendant notre campagne et dire quelques mots sur leur application. Ayant en vue non seulement la pêche du planeton, mais les dragages dans les grandes profondeurs, nous nous



Fig. 5. — Dragage au large.

sommes munis d'un chalut de Petersen et d'une drague du prince de Monaco, vu que ces appareils pouvaient être traînés à 1500 mètres de profondeur et même plus. Nous nous servions, en outre, de petites dragues qui nous apportaient des amas de vases avec les animaux qui y vivaient. Les deux appareils mentionnés ne pouvaient être

employés que pour prendre des animaux d'une certaine taille qui ne passent pas à travers les mailles du filet. Ils présentaient encore un défaut : les animaux pris soit dans la drague du prince de Monaco, soit dans le chalut de Petersen nous arrivaient souvent en mauvais état, étant trop comprimés par le poids énorme de la vase. Avec le chalut de Petersen qui est un appareil qu'on traîne sur le fond et qui est formé d'une poche et de deux ailes, on prend bien plus d'animaux, mais comme il ne possède pas d'armature métallique il ne résiste pas à l'action destructive des pierres, des mottes de terre glaise et des autres accidents sous-marins. La drague du prince de Monaco est bien plus résistante à cause d'un cadre en fer très solide, mais elle s'enfonce trop dans la vase (fig. 5). Nous ne nous servions du chalut de Petersen que quand nous étions bien sûrs que le fond de l'endroit exploré était simplement vaseux. Ces conditions étaient réalisées aux endroits qui se trouvent au milieu du Baïkal à la profondeur de 1000 mètres et plus. Pour les pêches qui s'effectuaient non loin du bord nous préférions nous servir de la drague du prince de Monaco. Pour pouvoir retirer les animaux des grandes profondeurs nous avions commandé à la maison des Forges de Châtillon, à Paris, un câble en acier ayant 8 mm. de diamètre et 2300 mètres de longeur ; son axe était en chanvre pour le rendre plus élastique. Nous avions préféré prendre un câble très fort pour le cas où l'engin se serait accroché à des fonds trop solides : dans les circonstances normales, un câble de 6 et même de 5 mm. 1/2 aurait parfaitement suffi.

Comme nos voyages précédents nous l'avaient appris, la connaissance de la profondeur est indispensable pour draguer, aussi avons-nous acheté un sondeur Belloc, fabriqué à Nice chez le constructeur Mars. Cet engin est combiné de manière que la sonde en touchant le fond diminue la tension du fil de fer auquel elle est attachée, ce qui, par l'intermédiaire d'un ressort d'acier qui sert de frein à la bobine sur laquelle est enroulé le fil de fer, arrête l'appareil. Néanmoins l'usage d'un dynamomètre, qui indiquait le degré de tension du câble, se montra indispensable car il nous permit souvent d'éviter la perte de

nos engins. Dans le cas où l'on lisait une tension trop considérable sur le cadran du dynamomètre et lorsque le chalut se heurtait contre quelque obstacle, on manœuvrait le bateau de façon à soulager le câble. Nous avons toujours évité de dépasser 3000 kilos de tension car notre dynamomètre n'était pas gradué au delà de ce chiffre.

II

Les résultats scientifiques de notre campagne ont un caractère purement théorique et spécial, sauf le domaine dans lequel a travaillé M. J. Kousnetzoff, mais j'espère qu'ils ne seront pas dépourvus d'intérêt pour la biologie générale. Pourtant il ne faut pas se le dissimuler, les résultats scientifiques ne seront utiles dans la pratique que lorsque l'influence réciproque des conditions de l'existence et les rapports directs des animaux d'un milieu donné seront suffisamment connus.

L'intérêt scientifique de notre campagne consiste dans la capture d'une quantité considérable d'espèces nouvelles et peut-être d'unités taxionomiques plus importantes (genres et familles). Les généralités que j'ai pu établir à la suite de mes excursions précédentes au Baïkal n'ont pas été modifiées par les présentes recherches. Ledit bassin ne possède pas beaucoup de groupes d'animaux, mais ceux qui y sont représentés sont riches en formes distinctes au point de vue morphologique. Comme preuve peuvent nous servir les Gammaridés dont nous avons trouvé plus de 300 espèces. Les travaux de M. Michaelsen, le savant conservateur du musée de Hambourg, sur les Oligochètes nous ont appris qu'avant l'exploration des eaux du Baïkal on ne connaissait que 14 espèces de la famille de Lumbricullidés provenant de l'Asie, de l'Amérique du Nord et de l'Europe. Nous avons réussi à recueillir au Baïkal non seulement ces 14 espèces, mais après nos recherches, leur quantité a doublé (vu que nous avons trouvé 14 nouvelles espèces) et monte actuellement à 28. Je me permets de citer encore un exemple : grâce au travail continuel et persévérant du scaphandrier, nous avons trouvé un nombre exceptionnel de Vers

ciliés, des Planaires, sur les pierres sous-marines, ce qui nous a permis de noter plus de 100 nouvelles espèces de cette famille (Friclades), qui ont été reproduites sur place à l'aquarelle. Cette diversité morphologique ne caractérise pas seulement les représentants inférieurs du règne animal de la faune du Baïkal, mais elle s'étend à ses représentants des groupes plus élevés : tels que les Poissons. Par exemple, le genre *Cottus,* selon le travail de Berg, ne comprenait au Baïkal que 8 espèces nouvelles (dernièrement Gratzianoff a signalé 10 espèces). Après examen du matériel que nous avons apporté il faudra probablement élever la quantité d'espèces de *Cottus* jusqu'à vingt.

Les faits d'un caractère négatif ne sont pas moins étranges. Les Protozoaires qui se trouvent en grande quantité dans les eaux tributaires du Baïkal sont faiblement représentés dans ses eaux : la quantité d'espèces, ainsi que le nombre des individus de chaque espèce sont très restreints ; même des formes aussi communes que *Stentor, Spirostoma* n'y existent pas. On peut en dire autant des Rotifères et des Crustacés isopodes. Aux deux espèces d'*Aselus* indiquées par M. Dybowski, on ne peut ajouter, grâce à nos recherches, qu'une seule encore, trouvée dans les grandes profondeurs ; elle se caractérise par de très longs appendices. Le même caractère négatif se constate pour les Cœlentérés. Je puis affirmer, sans commettre d'erreur, que, sauf les Eponges, il n'y a pas d'autre représentant de ce groupe d'animaux dans tout le Baïkal. Cependant on trouve près du littoral, rarement il est vrai, l'*Hydra grisea,* mais elle appartient aux petits lacs qui entourent le Baïkal ; on la trouve aussi dans les embouchures des fleuves qui y déversent leurs eaux, comme par exemple l'Angara supérieure où elle est très commune, mais au delà des embouchures, elle ne se montre pas.

Je ne puis manquer de signaler quelques rencontres d'animaux qui, quoique isolées, sont très curieuses : ce fut par exemple une Planaire que la drague nous apporta d'une profondeur de 1.000 mètres, toute

blanche, mesurant 150 mm. de longueur et 60 mm. de largeur. Le long de deux côtés, elle est munie de ventouses pédiculées ayant la forme d'une tête d'épingle, mais les deux extrémités du corps en étaient dépourvues. Le fond du Baïkal dans ses grandes profondeurs est solide, étant formé de couches d'argile, dont la supérieure présente une croûte assez dure ; il est possible donc qu'à l'aide de ses ventouses, la Planaire s'attache à cette croûte (fig. 6). Les cocons (capsules) de cette Planaire avaient la grandeur des œufs d'un petit oiseau. (le diamètre, 1 cm. sur 2 cm.)



Fig. 6. — Planaire gigantesque (trois fois diminuée) munie des ventouses à sa periphérie.

L'autre trouvaille fut non moins curieuse : il s'agit d'un Mollusque nu (fig. 7), dont le corps, piriforme, est muni d'un collet qui entoure l'ouverture buccale, et d'un pied rudimentaire sur le côté ventral qui se trouve près du collet. Ce mollusque a été pris dans la profondeur de 600 mètres ; il est d'un blanc laiteux un peu transparent et mesure 22 mm. de longueur sur 10 mm. de largeur. Je puis ajouter, en ce qui concerne un autre mollusque nu du Baïkal, l'*Ancilodoris* décrit par M. Dybowski, que, malgré toutes nos recherches, nous n'avons pas pu le trouver. Le caractère énigmatique de cet animal augmente par le fait qu'il a été trouvé dans les matériaux recueillis au Baïkal bien après qu'ils furent ramassés. Il paraît que ces matériaux n'ont pas été bien isolés, ce qui fait que leur provenance exclusive du Baïkal n'est pas exempte de suspicion.

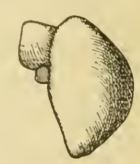


Fig. 7. — Mollusque énigmatique.

Il n'est pas douteux qu'en étudiant plus minutieusement les matériaux recueillis, on ne trouve plus d'une espèce intéressante au point de vue anatomique et biologique. Entre autres, le Baïkal possède un

curieux Poisson, qui ne se trouve pas ailleurs, le *Comephorus baïkalensis*, connu sous le nom local de Golomianka. Cette forme fut décrite par M. Dybowski, qui le premier la vit vivante[1] ; elle se caractérise par la présence d'une seule et unique paire de nageoire pectorale en forme d'éventail.

Nous trouvâmes pour la premiere fois, le 14 juin, le *Comephorus baïkalensis* bien vivant dans la drague du prince de Monaco (fig. 8).

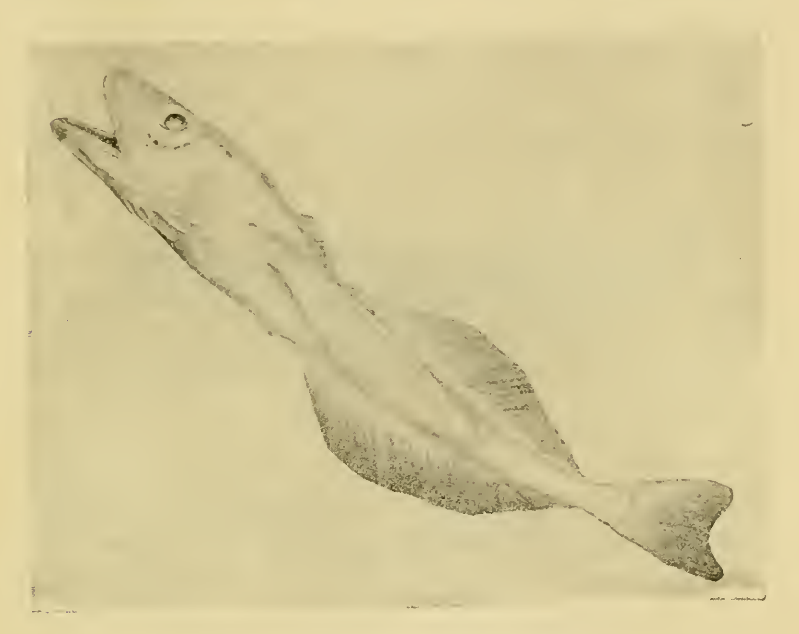


Fig. 8. — *Comephorus baïkalensis* femelle.

Dans une grande quantité de vase apportée par cette drague, nous aperçûmes le *Comephorus baïkalensis*, frétillant, et d'une grandeur considérable (mesurant jusqu'à 200 mm. de longueur). Après l'avoir transporté dans l'eau pure, nous avons pu voir que son corps était d'un rose pâle, couleur due à l'appareil circulatoire qui se voyait par transparence ; ceci prouve que sa couleur blanche opaque est due aux changements occasionnés par la mort.

[1] Ordinairement, la Golomianka se trouve morte, flottant à la surface de l'eau ou échouée sur la plage.

Ayant ouvert le poisson, nous aperçûmes deux ovaires ovoïdes de 2 cm. de longueur, non loin de l'ouverture anale. Les ovaires étaient remplis par des embryons enroulés, ayant de grands yeux noirs; cette observation confirme l'opinion émise par M. Dybowski sur la viviparité du *Comephorus baïkalensis*. Les dragages suivants nous apportaient souvent des *Comephorus baïkalensis* toujours dans le même état de gestation : seulement leurs embryons étaient de plus en plus développés. Enfin, au commencement du mois d'août, en pressant l'abdomen des *Comephorus baïkalensis*, les embryons en sortaient et nageaient librement pendant quelque temps. Il était facile de voir que leur vitellus était résorbé, leur abdomen ne présentant aucune trace de dilatation. Les embryons, ainsi que les adultes, ne possèdent pas de nageoires ventrales.

Les faits exposés nous permettent les conclusions suivantes : *Le Comephorus baïkalensis* met sa progéniture au monde vers la fin du mois d'août et au commencement du mois de septembre. D'après les informations des indigènes, on voit plus de *Comephorus baïkalensis* morts, flottants à la surface, en automne, ce qui prouve que M. Dybowski a eu raison d'affirmer que la mort du *Comephorus baïkalensis* est un acte naturel, la suite normale de la mise au monde de sa progéniture ; mais son opinion que les *Comephorus baïkalensis* morts ne se voient jamais à la surface de l'eau et se trouvent au fond, dans la proximité des côtes, me semble étrange. Il m'est arrivé souvent de voir à la surface de l'eau des *Comephorus* morts, mais dans une saison peu propice, c'est-à-dire en été ; j'ai pu constater chaque fois qu'ils ne contenaient plus d'embryons. Cela me fait penser que c'étaient, ou des individus stériles qui n'avaient pas évité la mort à un certain moment donné, ou des femelles qui se sont vidées prématurément, accident qui aussi peut être cause de leur fin précoce.

M. Dybowski n'a pas trouvé le mâle du *Comephorus baïkalensis* ; il était jusqu'à présent inconnu. Pour cette raison notre joie fut grande quand la drague, descendue entre les îles Ouschkani

et le cap Saint nous apporta de la profondeur de 400 mètres quelques *Comephorus* d'une taille plus petite qu'à l'ordinaire (mesurant à peu près 90 mm. de longueur); leur extérieur et leurs mouvements plus vifs différaient aussi de la forme ordinaire (fig. 9). Après avoir ouvert ce petit *Comephorus* nous aperçûmes à l'endroit où se trouvent ordinairement les ovaires, des petits corps allongés d'un blanc opaque qui renfermaient une grande quantité de spermatozoïdes non mûrs, mais munis déjà de queues, qui se mouvaient dans l'eau avec une grande agilité. Malgré les spermatozoïdes non complètement mûrs trouvés à l'époque où l'on pouvait constater la présence d'embryons aux derniers stades dans les ovaires des femelles, j'ai pris d'abord la

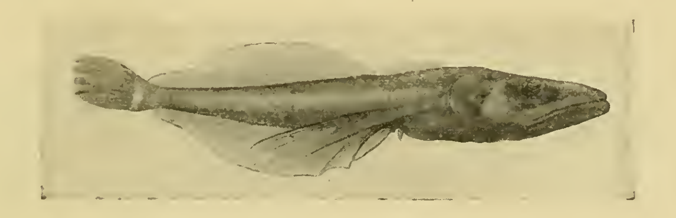


Fig. 9. — Mâle du *Comephorus Dybowski*.

petite espèce pour le mâle du *Comephorus baïkalensis*, mais, ayant mieux examiné l'animal, j'ai remarqué que parmi les individus de la petite espèce il y avait des femelles avec des produits génitaux peu développés. M^r^. B.-A. Swartschewsky me fit remarquer que les mâles de cette espèce possédaient des organes copulateurs en forme de protubérances coniques non loin de l'anus. Ainsi le petit *Comephorus* que j'ai trouvé n'est pas le mâle du grand mais simplement le mâle d'une nouvelle espèce que j'ai nommée *Comephorus Dybowski* (fig. 10) en l'honneur du savant professeur qui a étudié le plus ce genre de Poisson si étrange. Sauf quelque différence dans la quantité de rayons des nageoires et dans ses proportions, cette nouvelle espèce diffère plutôt par sa ligne latérale qui est bien plus courte; elle n'atteint que la limite de la première nageoire dorsale (chez le *Comephorus baïkalensis* elle atteint le milieu de la second

nageoire). La nageoire pectorale de la petite espèce est relativement bien plus grande. Les dimensions de ces *Comephorus* sont bien caractéristiques : le *Comephorus baïkalensis* (femelle) à l'état adulte atteint 180 mm. de longueur et la femelle de la seconde espèce n'atteint que 120 mm.

Quoi qu'il en soit, le mâle de *Comephorus baïkalensis* reste toujours inconnu. Comment expliquer cette circonstance, comment la mettre en corrélation avec le fait que le mâle de *Comephorus Dybowski* est une forme très commune? Si la reproduction et la mort sont deux actes intimement liés ou, autrement, si l'arrêt des fonctions génitales est la cause directe de la mort de la femelle,



Fig. 10. — Femelle du *Comephorus Dybowski*.

n'avons-nous pas le droit d'admettre le même fait pour le mâle? Si cette hypothèse est juste, alors la mort du mâle chez le *Comephorus baïkalensis* doit précéder la gestation de la femelle, c'est-à-dire qu'elle doitsuivre la fécondation, ce qui probablement doit avoir lieu au printemps (au mois de mars ou d'avril). Quant au *Comephorus Dybowski* nous l'avons trouvé avant le commencement de la gestation de la femelle et avant qu'il ait utilisé ses fonctions sexuelles, alors que les mâles et les femelles devaient se trouver simultanément. En quelle saison le *Comephorus Dybowski* met sa progéniture au monde, il est difficile de le dire, mais probablement pas avant la fin de l'automne.

Le polymorphisme des Gammaridés et leur quantité énorme au Baïkal sont vraiment surprenants ; leur taille, leur coloration, la longueur de leurs appendices et, en corrélation avec cela, leur habitus

présente une variabilité extraordinaire, ce qui nous causait pendant nos pêches beaucoup de difficultés. Dans certains endroits du Baïkal et surtout au nord de la Petite Mer, la drague apportait à la fois une centaine de kilos de Gammaridés mélangés avec des Chabots. Les Chabots (*Cottus*) ne nous donnaient pas tant de difficultés, mais avec les Gammaridés nous ne savions que faire ; il était impossible de les conserver tous, vu qu'on ne pouvait avoir ni assez de récipients ni assez de réactifs ; les jeter par dessus bord aurait trop violemment heurté le sentiment d'avidité si naturel chez tous les naturalistes. Et qui aurait pu nous affirmer qu'en jetant des espèces déjà connues nous ne nous privions pas d'espèces nouvelles? Que faire? Nous avons décidé de ne jeter que celles qui étaient déjà bien connues par tout le monde et conserver ainsi la plus grande partie de notre butin. Ce moyen de se tirer d'affaire avait ses inconvénients : il fallait se débrouiller dans les matériaux, ce qui demandait beaucoup de temps et souvent la nuit nous surprenait à cette besogne. Il faut cependant avouer que ce travail minutieux nous procurait des moments bien agréables, car la diversité et la beauté des formes non seulement nous ravissaient mais nous inspiraient le désir de les étudier à fond. Même l'examen superficiel des Gammaridés nous a permis de faire quelques observations biologiques qu'on pouvait cependant prévoir déjà théoriquement ; premièrement, à mesure qu'on les prend dans des profondeurs de plus en plus grandes, leur coloration devient de moins en moins brillante et perd les riches nuances qui les caractérisent à la surface. Je puis dire que les Gammaridés qu'on prend dans une profondeur de 200 mètres possèdent encore une coloration très vive, mais à mesure que la profondeur du lac augmente on ne trouve que des Gammaridés dépourvus de toute coloration, à moitié transparents, ou même transparents comme du cristal (*Constantia*). Secondement, non seulement le manque de coloration caractérise les formes des différentes profondeurs, mais encore la longueur des pattes et principalement les pattes abdominales. Les antennes sont aussi très longues, ce qui prouve que les organes du tact sont très développés

chez les espèces des grandes profondeurs. En corrélation avec ces faits se trouvent quelques particularités concernant les organes visuels. Il est certain que les Amphipodes en général et les Gammarides en particulier ont des yeux bien développés et très compliqués. Les Gammaridés des couches superficielles montrent cette complexité, mais à mesure que la profondeur augmente leurs yeux deviennent de plus en plus simples, ce qui est en rapport avec la diminution de la lumière ; à la profondeur de 600 mètres on ne trouve que des formes aveugles, comme celle qui est représentée par la figure 11.

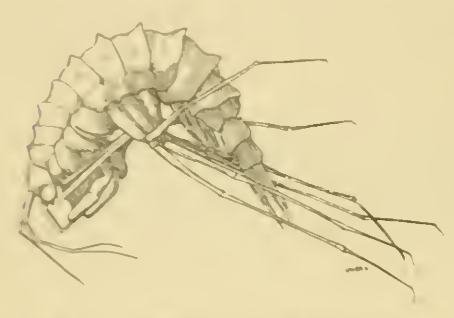


Fig. 11. — *Gammarus* aveugle des grandes profondeurs.

Je ne puis passer sous silence un fait très curieux. Parmi les Gammaridés profonds certains exemplaires possèdent des yeux très rudimentaires qui ressemblent à des petits points opaques, probablement non fonctionnels; souvent nous trouvions des exemplaires qui ne possédaient qu'un œil sur un côté du segment céphalique et l'œil manquait indifféremment du côté gauche ou du côté droit.

Quelques faits d'un caractère tout opposé s'observent cependant chez les formes marines. Chez ces dernières les yeux deviennent ordinairement plus grands avec l'augmentation de la profondeur, peut-être même leur structure se complique-t-elle aussi. Cette contradiction s'explique par le fait qu'avec la diminution de lumière, apparaissent chez les formes marines, principalement chez les Poissons et les Crustacés, des organes lumineux qui leur fournissent l'éclairage nécessaire, ce qui n'arrive jamais chez les formes d'eau douce. Cela ne prouve-t-il pas que cette dernière particularité dépend de la présence ou de l'absence des sels dans l'eau, lesquels favorisent évidemment la phosphorescence ?

Le matériel que nous avons recueilli au Baïkal se présente comme exceptionnel non seulement au point de vue qualitatif mais aussi quantitatif, ce qui peut être prouvé par le fait suivant : l'unique Amphipode pélagique qu'on trouve dans les profondeurs du Baïkal (à 100 mètres) est la *Constantia*, genre établi par M. Dybowski. Cette forme frappe au premier abord par son corps allongé (jusqu'à 2 cm. de longueur), pourvu d'antennes géniculées toujours dirigées en avant. Ce genre était représenté chez M. Dybowski par cinq ou six exemplaires, tandis que nous en possédons des milliers. Un autre exemple : le nouveau genre de Chabot (*Cottus Nikolski*) décrit par le docteur Berg est signalé comme excessivement rare, tandis que nous sommes tombés au Nord-Est de l'embouchure de Selenga sur un endroit où cette espèce était très abondante. L'étude systématique de Gammaridés recueillies par notre expédition démontre indubitablement que les espèces envisagées jusqu'à présent comme rares sont représentées dans nos collections par des centaines d'exemplaires.

III

Le plancton, dont l'étude demande un travail assidu et pas mal de temps, ne nous a pas donné de résultats qui puissent être regardés comme bien précis, car notre séjour au Baïkal ne pouvait dépasser plus de trois mois d'été, et puis nous ne pouvions pas concentrer notre attention uniquement sur le plancton ayant des matériaux différents très variés et en grande quantité. Principalement la peur de perdre trop de temps, car chaque minute nous paraissait précieuse, fut cause que nous avons préféré faire un travail purement morphologique qui pouvait donner, et nous a donné, des résultats scientifiques d'une certaine importance. La pêche du plancton se faisait cependant consciencieusement et nous donna le moyen de remarquer, quoique d'une façon générale, quelques phénomènes propres seulement aux eaux du Baïkal. La pêche se faisait à l'aide du filet Müller ou du filet vertical, que nous faisions descendre dans diffé-

rentes profondeurs, jusqu'à 1500 m. La pêche se faisait le jour et souvent la nuit. Nous avons pu faire les observations suivantes; le plancton littoral différait nettement du plancton pélagique, le premier se remarquait à partir de a côte jusqu'à l'endroit où le fond fait une saillie raide et tombe à une certaine profondeur plus ou moins grande, le second provenant de l'intérieur du bassin. Dans le plancton du littoral on peut distinguer la zone du littoral même (sa longueur varie) et celle qui confine aux endroits plus profonds, passant ensuite dans la zone du plancton pélagique. Le plancton du littoral n'a pas d'existence complètement libre; il se trouve exclusivement sur les Characées qui couvrent les pierres du littoral et on l'obtient en lavant ces dernières. Ce plancton (spécifiquement littoral) n'est pas varié ni qualitativement ni quantitativement. On y trouve de petits Cyclopes, des Daphnies, des Ostracodes et des larves des Diptères. Sa pauvreté au point de vue quantitatif ainsi que la petite taille des animaux qui le composent sont dues aux changements de la température et de la lumière auxquelles cette zone est sujette; enfin la congélation et le dégel de l'eau doivent avoir une influence destructive sur ce plancton. La zone sublitorale a une profondeur de 2 à 100 m.; elle présente les meilleures conditions physiques et son plancton est le plus riche; ce qui se manifeste surtout parmi les Cyclopes qui sont aussi bien plus grands.

Le plancton pélagique, proprement dit, est surtout sous l'influence des saisons : au mois de juin on en pêche en quantité si minime, que moi, qui l'avais étudié accidentellement l'année dernière, j'affirmais, et avec raison, qu'il n'y a pas de plancton au Baïkal. Il apparaît, en abondance dans la seconde moitié du mois de juillet, mais il n'est pas riche en genre : on y trouve plusieurs genres de Copepodes, deux ou trois Daphnies, des Rotifères de temps en temps, mais la forme a plus commune est la *Constantia* à tous les âges, cette dernière, ains que je l'avais déjà dit, en quantité énorme. De temps à autre on pouvait constater le fait suivant : le plancton pêché le jour se pré-

sente formé par une masse de petites algues vertes filiformes, ce qui faisait croire qu'on avait mis dans l'eau du feutre vert ; la nuit ce phénomène ne s'observait jamais. Ce fait ne peut être expliqué autrement que par le gaz dégagé le jour par les algues et qui les fait monter ; la nuit, faute de gaz, elles tombent au fond.

En ce qui concerne la distribution du plancton horizontal et vertical, on peut dire qne le premier offre bien peu de stabilité, étant sujet aux influences du milieu ambiant : la lumière et la



Fig. 12. — Golfe Tschivirkoui.

chaleur sont très nuisibles au plancton du Baïkal et pour cela on en prend le soir et la nuit en plus grande quantité que le matin et dans la journée. Je doute fort qu'une répartition égale et constante du plancton horizontal ait lieu à cause de la dimension exceptionnellement grande de ce lac. Haeckel a certainement raison en disant que les courants contribuent beaucoup à la distribution inégale du plancton. Les courants du Baïkal existent indubitablement vu la configuration particulière de ce bassin, et la présence de régions très distinctes (la petite Mer, le golfe Tschivirkoui) ayant des caractères

physiques différents (fig. 12). Ainsi un courant très marqué fut observé par nous dans la petite Mer, qui, étant donné la profondeur insignifiante de celle-ci (elle ne dépasse pas dans sa partie moyenne 120 m.) et les profondeurs considérables du Baïkal, doit avoir une certaine influence sur la distribution du plancton. Aussi dans la petite Mer, ainsi que dans d'autres endroits, le plancton était quelquefois très riche et formait des bancs épais.

Je ne puis pas me prononcer sur le plancton vertical car nous n'avons pas fait de recherches dans un endroit déterminé pendant un temps assez long, mais accidentellement et là seulement où les dragages nous menaient. Mais il me semble que le plancton vertical est moins sujet aux variations que le plancton horizontal. Pour avoir des résultats plus nets il faut se servir d'un filet fermant (Schliessnetz). Je passe sur les inconvénients de cet appareil qui donne des résultats très restreints, je dirai seulement que son application demande tant de temps que nous n'avons pas pu nous décider à l'employer. Nous nous servions à la rigueur d'un simple filet vertical lequel malheureusement ne pouvait pas fournir la solution importante, c'est-à-dire la distribution du plancton par couches et par zones.

Quant aux observations sur le plancton au point de vue de ses qualités nutritives, nos observations sont très restreintes. L'autopsie de l'Ombre commun (*Thymallus*) nous a montré que son tube digestif est rempli d'Insectes et de leur larves, tandis que dans le tube digestif du Saumon omul (*Coregonus omul*) nous avons trouvé des Gammaridés. Le plancton, dans ces deux cas, n'a pas de rôle direct dans la nutrition de ces animaux mais plutôt un rôle indirect, dont la signification cependant est d'une grande importance. Il sert sans doute de nourriture aux Gammaridés et sans ces derniers le Baïkal ne serait pas si riche en Poisson ; ensuite il sert aussi de nourriture aux alévins et principalement à ceux du Saumon.

En terminant la question du plancton, je rappelle encore une fois l'opinion, exprimée dans mes précédents comptes rendus,

sur la signification de petits lacs qui entourent le Baïkal (sore, en langue russe) et qui communiquent avec ce dernier. Les petits lacs abondent en plancton spécialement adapté à l'eau douce et il est riche en grandes formes (des Cyclopes, des Daphnies), ce qui les distingue du plancton du Baïkal. Ce fait est en corrélation avec la flore aquatique : sauf les Characées et les Algues microscopiques qui nagent à la surface des eaux du Baïkal on n'y trouve pas d'autre végétation, mais les petits lacs qui entourent le Baïkal et ses baies, à cause de la température plus élevée, contiennent de grandes touffes de Potamogeton qui ne dépassent jamais la limite qui sépare ces bassins de Baïkal et se tiennent à une certaine distance de ses eaux froides.

En résumé, je me permets de dire qu'on ne peut douter qu'une analyse détaillée des matériaux recueillis par nous n'apporte des éléments pour résoudre la question de l'origine du lac Baïkal. Il est indubitable que ce bassin contient une certaine quantité de formes de provenance marine, comme par exemple : le Phoque, l'éponge *Lubomirskaïa*, le Polychète *Dybowscella*, la limace problémati ue *Ancidoloris* et il est certain que plusieurs des Planaires que nous avons apportées seront reconnues de provenance marine [1].

Enfin non seulement le fait que le Baïkal possède une faune de Gammaridés excessivement riche, mais surtout les teintes voyantes de ces Crustacés ainsi que les épines de leur carapace, prouvent suffisamment son caractère marin. Cependant les caractères spéciaux aux habitants des eaux douces existent aussi dans la faune de ce bassin : ainsi les Limaces sont, sauf quelques exceptions, les habitants des eaux douces. Le groupe de Vers (Lumbricullidées) de la sous-classe des Olygochètes ne se trouvera jamais dans les eaux salées et ne peut y exister. Il faut admettre que le Baïkal est depuis les temps les plus reculés un bassin d'eau douce et que les animaux

[1] Néanmoins pour quelques-unes j'ai des indices qui me font penser qu'elles parcourent dans leur développement le stade des larves à prolongements palpiformes comme les formes marines.

marins y passèrent et s'y adaptèrent aux conditions nouvelles[1]. Cette opinion est d'accord avec la géologie de la région. Elle a un fervent défenseur dans le professeur Kredner, lequel affirme que la province du Baïkal à partir de la période Dévonienne fut séparée des mers et que toutes les couches postérieures à cette période sont des dépôts d'eaux douces. D'après son opinion, le Baïkal est un lac complètement alpin, mais non relictaire. Les animaux qui peuplent les eaux du Baïkal possèdent un trait caractéristique que je ne puis passer sous silence et que le docteur Michaelsen, conservateur du musée de Hambourg, a discuté avec beaucoup de précision. Il affirme par exemple que le groupe de Lumbricullidés qu'il a étudié, montre une provenance géologique très ancienne, même plus ancienne que les Lumbricullidés de l'Amérique du Nord et les espèces européennes du même groupe, vu leurs particularités anatomiques. D'après l'opinion de M. Michaelsen, les Lumbricullidés du Baïkal sont les ancêtres de ceux de l'Europe et de l'Amérique du Nord et ces derniers sont dérivés du groupe du Baïkal par la réduction de certains organes. Le caractère archaïque de la faune du Baïkal provient de son ancienneté géologique. Pendant que les autres bassins et leurs faunes disparaissent, le Baïkal a résisté, peut-être à cause de sa profondeur, à toutes les catastrophes géologiques. Il conserva non seulement sa faune propre, mais aussi les éléments de celle que lui apportèrent la mer ou les lacs relictaires qui l'environnaient. D'après M. Michaelson, le Baïkal est un vrai musée paléo-zoologique, où on trouve non seulement les faunes actuelles mais encore celles qui appartiennent aux différentes époques géologiques et elles y vivent tranquillement les unes à côté des autres.

EXPLICATION DE LA PLANCHE 1

Carte du lac Baïkal; 1 : 3.125.000e, avec le tracé de l'itinéraire de l'expédition.

[1] Il y a pas mal de lacs, qui ne furent jamais en communication avec la mer, mais qui possèdent cependant des formes incontestablement marines, comme par exemple le lac Titikaka, situé à la hauteur de 3,845 mètres, et encore les lacs d'Albanie, formés dans des anciens cratères.

ÉLEVAGE
DES LARVES PARTHÉNOGÉNÉTIQUES
D'ASTERIAS GLACIALIS

PAR

YVES DELAGE

Professeur à la Faculté des Sciences de Paris

J'ai montré l'année dernière[1] qu'en traitant les œufs vierges d'Astéries par l'acide carbonique on provoquait avec une sûreté parfaite leur développement. J'ai pu conserver pendant six semaines les larves obtenues et les voir se développer jusqu'à un stade correspondant à peu près, par la forme, à celui des *Auricularia* de Holothurie. Elles étaient, en réalité, à ce moment, des *Bipinnaria* encore dépourvues de bras.

Absorbé par l'étude du mode d'action de l'acide carbonique dans ces expériences, j'avais négligé les soins nécessaires pour l'élevage et avais simplement abandonné les larves à elles-mêmes, en eau propre pour les nourrir.

J'ai repris cette année, la question de leur élevage et me suis efforcé de conduire les larves aussi loin que possible afin de déterminer s'il leur manque quelque chose d'essentiel pour parfaire leur évolution, ainsi que l'a suggéré Van Beneden, ou si elles ont eu aussi bien que celles provenant d'œufs fécondés, tout ce qui est nécessaire pour parachever un développement normal.

[1] *C. R. Ac. Sc. Paris*, séance du 20 octobre 1902, et *Arch. Zool. exp.*

Les renseignements sur la manière de soigner les larves pour les conduire jusqu'à la métamorphose sont encore bien insuffisants.

Trois points cependant sont établis : il faut agiter les larves, les préserver de la lumière directe et les nourrir.

L'utilité d'agiter les bestioles marines pour les maintenir en bon état a été démontrée par M. Fabre-Domergue. Ce naturaliste fait tourner au fond des vases contenant les bêtes à élever un disque de verre fixé obliquement au bout d'un agitateur en verre qui tourne sur son axe ; l'appareil est mis en mouvement par un petit moteur à air chaud alimenté par un simple bec de Bunsen. Browne, en Angleterre, a modifié l'appareil sans changer le principe de l'opération. Son *plongeur* n'est autre qu'un disque de verre, oblique comme celui de Fabre-Domergue, mais qui monte et descend dans le liquide au lieu de tourner sur son axe. J'ai moi-même employé l'appareil de Fabre-Domergue, en remplaçant le disque par deux baguettes de verre tournant autour d'un axe situé entre eux, ou par un seul agitateur coudé. Tous ces détails sont d'importance secondaire ; peu importe comment l'eau est mise en mouvement pourvu qu'elle ne stagne pas, qu'elle entraîne les larves et les empêche de se déposer au fond, mais sans violence et le plus doucement possible. Sous ce rapport, les baguettes de verre m'ont paru préférables au disque tournant et au plongeur.

L'utilité d'abriter les larves contre une lumière trop vive et surtout contre l'action directe des rayons solaires est bien connue. Elle a été rappelée par Mac Bride. La chose ne présente aucune difficulté.

Le point délicat est l'alimentation.

Chez les Oursins, Mac Bride est parvenu à l'obtenir en plaçant un nombre modéré de larves, 150 au plus, dans une bonne quantité d'eau, une quarantaine de litres, et en enlevant chaque jour 1/3 environ de l'eau pour la remplacer par de l'eau prise au large, à trois milles au moins de la côte, et contenant parmi le plancton, des algues microscopiques dont les larves font leur nourriture.

Le procédé est fort simple, mais il n'est pas d'un usage général. Mac Bride réussissait à enlever un tiers de l'eau sans perdre de larves, parce que celles-ci, des pluteus d'Oursins, restaient à la surface de l'eau et n'étaient pas entraînées lorsqu'il vidait l'eau du fond. Il n'en est pas de même pour les larves d'Astéries. Quand on arrête l'appareil agitateur, qui les maintient uniformément dispersées dans le liquide, il faut un temps très long pour qu'elles se rassemblent à la surface, et un bon nombre restent disséminées ; en outre, la moindre agitation les fait se disséminer de nouveau, en sorte que, malgré tous les soins que l'on peut apporter à l'opération, on en perd un tant pour cent à chaque changement et, si l'on continuait, on les perdrait presque toutes.

Il faut vider avec un siphon terminé, du côté où il plonge dans l'eau à transvaser, par un entonnoir garni d'une très fine étamine. L'entonnoir est destiné à augmenter la surface et par conséquent à diminuer la vitesse du courant qui traverse l'étamine, afin d'éviter que les larves qui passent au voisinage ne soient violemment entraînées et froissées contre l'étoffe. D'autre part, il est nécessaire de toujours agiter l'eau pendant la vidange, sans quoi, à mesure que le niveau baisse, des larves restent attachées contre la paroi du vase.

Ce sont là des précautions très assujettissantes et qui font perdre beaucoup de temps lorsque l'on a chaque jour un grand nombre de vases d'élevage à traiter ainsi.

Aucun des moyens que j'ai mis en œuvre pour faire rassembler les larves ne s'est montré pratique. Un seul est vraiment efficace, c'est le repos très prolongé de l'eau, jusqu'à ce que les larves, ayant raréfié l'oxygène dissous dans la masse du liquide, se rassemblent à la surface où sa proportion est maxima grâce au contact avec l'air. Mais cela a pour effet de supprimer les avantages de l'agitation et d'introduire les inconvénients de l'asphyxie commençante.

Le seul procédé pratique est de vider directement avec un siphon que l'on dirige de manière à éviter d'entraîner les larves. Mais il faut pour cela que la proportion des larves soit très faible et que les

larves soient déjà assez grosses pour être distinguées aisément à l'œil nu des poussières qui flottent dans l'eau.

J'ai employé, pour les larves jeunes et nombreuses, le procédé à entonnoir garni d'étamine, pour les larves avancées et peu nombreuses le siphonage direct surveillé.

Soit que les larves d'Astéries soient plus exigeantes que les Pluteus, soit que la nourriture convenable ne se trouve pas en proportion suffisante dans le Plancton pour qu'un renouvellemeut quotidien de leur eau leur en fournisse la quantité nécessaire, malgré tous ces soins, les larves traitées par le procédé de Mac Bride ne se développent pas convenablement. Elles grandissent, mais trop lentement, et je n'en ai vu aucune montrer les premiers indices de la métamorphose.

J'ai dû alors songer à l'alimentation artificielle. Caswell Grave, (A method of rearing marine larvæ *in Science*, n. s., xv, n° 380, 11 avril 1902) a publié une note où il indique le moyen d'élever les larves d'Oursin sans changement d'eau, au moyen d'une culture de diatomées. Je n'ai connu cette note qu'en octobre 1903, au moment où mes expériences touchaient à leur fin et n'ai pu en utiliser les indications. Néanmoins, j'ai aussitôt préparé une culture dans les conditions indiquées par C. Grave, mais je n'ai pu obtenir de culture de diatomées. Le sable en contenait bien un certain nombre, comme toujours, mais elles ne se sont pas multipliées.

Je compte néanmoins recommencer l'expérience, la suppression du changement d'eau étant, à mon avis, une condition précieuse.

J'ai utilisé, pour l'alimentation artificielle, du vitellus de jaune d'œuf et des algues vertes unicellulaires microscopiques.

Pour le premier, je broie quelques parcelles de jaune d'œuf dur, avec du sable, dans un peu d'eau de mer, je filtre sur un linge fin et laisse tomber dans le vase de culture quelques pipettées du liquide filtré, de manière à obtenir une teinte très légèrement opalescente de l'eau. Examiné au microscope, le liquide obtenu en broyant le jaune d'œuf se montre formé de parcelles de vitellus de taille très inégale,

de forme irrégulière, à cassure conchoïde, rappelant du sable fin. Il faut choisir le linge qui sert à la filtration de manière à ne laisser passer que les parcelles de taille appropriées aux dimensions de la bouche des larves.

Pour les Algues, j'ai utilisé une culture de chlorelles, fournie par M. Radais, professeur à l'École de Pharmacie et propagée en tubes stérilisés, sur pommes de terre, par M. Hérouard.

Pendant les premières semaines, les larves non nourries, simplement élevées dans de l'eau du large partiellement renouvelée tous les jours, celles nourries de vitellus et celles alimentées avec des Algues, se comportent de même manière. Les larves se développent normalement et grandissent.

Mais peu à peu, les larves non nourries grandissent moins vite, un certain nombre s'atrophient et meurent et, finalement, leur culture se montre notablement inférieure à celle des larves alimentées artificiellement.

Un peu plus tard, parmi ces dernières, la culture au vitellus montre les mêmes phénomènes de dépérissement que la précédente ; et, finalement, ce sont seulement les larves nourries d'Algues qui se maintiennent jusqu'au bout.

Les mêmes relations se sont montrées dans deux séries d'expériences comparatives, faites avec les même larves, les unes, en eau agitée, les autres, en eau stagnante. Partout, les cultures non nourries se sont montrées les moins bonnes, et celles nourries d'Algues, les meilleures.

Il convient de noter que ces conclusions s'appliquent à l'ensemble de la culture ; mais que, dans chacune, les larves présentent des différences individuelles considérables. Dans toutes, il est des individus débiles et d'autres vigoureux, des individus qui se ratatinent et finissent par disparaître, et d'autres qui l'emportent sur la moyenne par la taille, la vigueur, le degré d'avancement des organes. Les cultures nourries d'Algues ont, comme les autres, de nombreux individus qui dépérissent et disparaissent. Dans les cultures non

nourries et dans celles nourries de vitellus, on trouve pendant longtemps des individus exceptionnels, plus grands, plus avancés, non seulement que leurs congénères, mais que la moyenne de ceux des cultures nourries d'Algues.

Mais les individus les plus forts de ces dernières cultures sont toujours, du moins lorsque l'expérience est assez avancée (à partir du troisième mois) en meilleure condition que ceux des autres cultures, et, finalement, ce sont les seuls qui arrivent à la métamorphose.

L'état le plus avancé que j'ai observé dans les cultures non nourries ou nourries de vitellus ne montrait comme indices d'une métamorphose encore lointaine, que quelques spicules étoilés, premiers rudiments des plaques terminales de l'adulte, ce qui correspond à un état moins avancé que celui de la figure 1 (p. 33).

Après ces indications sur la technique opératoire, nous laisserons de côté les cultures non nourries et celles nourries de vitellus pour ne nous occuper que des individus qui, dans les cultures nourries d'Algues en eau agitée, poursuivent un développement favorable.

Naturellement, leur nombre va en diminuant de jour en jour, tant par suite de la mort naturelle des individus débiles que par suite des pertes accidentelles inévitables dans ces incessants transvasements. A la fin du deuxième mois leur nombre était réduit de quelques centaines à une quarantaine; à la fin du troisième mois, par suite d'une grande mortalité due à une série de journées très chaudes, leur nombre a été réduit à six. De ces dernières, cinq ont successivement disparu, non par étiolement progressif, mais en pleine santé, brusquement, sans que j'aie pu préciser les causes des accidents d'une manière certaine, bien que j'en aie reconnu plusieurs possibles. La dernière, la plus avancée de toutes, celle qui a fourni le dessin de la figure 12 a été jetée accidentellement par un aide qui confondit le cristallisoir où elle avait été déposée avec un autre qu'il devait vider et nettoyer.

Pour réussir des expériences si délicates et d'une aussi longue

durée il faut arriver à la phase critique non avec une dizaine d'individus mais avec quelques centaines.

J'espère y parvenir lorsque je la reprendrai avec les données que je possède aujourd'hui sur les conditions de cet élevage.

Évolution des larves.

Dès le mois de mai j'ai cherché à obtenir des larves parthénoge-

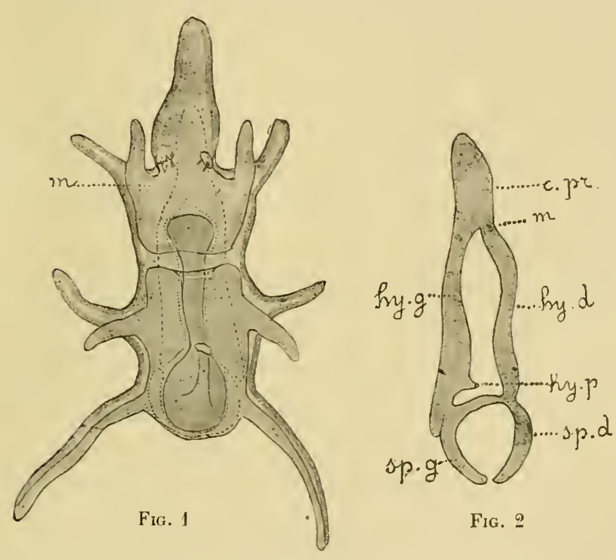


Figure 1. — Représentation de la larve d'après la fig. 1 de la planche II combinée avec des observations faites sur le vivant ; on voit nettememt les bras de la *Bipinnaria* et le commencement des deux bras pairs de la *Brachiolaria ;* on distingue aussi la bouche, l'œsophage, l'estomac, les vésicules enterocœles et, en *m*, le point ou celle de droite s'ouvre dans celle de gauche à la base du lobe frontal (appendice supérieur, dorsal médian). (Comparer avec la fig. 1 de la pl. II.)

Figure 2. — Détail du système aquifère de la figure 1. *c. pr.*, cœlome préoral ; *hy. d.* ; hydrocœle droite ; *hy. g.* hydrocœle gauche ; *hy. p.*, hydropore ; *m.* point où la vésicule droite s'ouvre dans la gauche à la base du lobe frontal (appendice supérieur dorsal médian) ; *sp. d.*, splanchnocœle droite ; *sp. g.* splanchnocœle gauche.

nétiques, prévoyant qu'il serait nécessaire d'avoir un long temps de belle saison pour l'élevage. Je n'ai pu y réussir. Les œufs, trop jeunes, ne m'ont donné que des embryons déformés, qui n'ont pas vécu.

J'ai recommencé les 7 et 11 juin et cette fois avec un plein succès : le cent pour cent de mes expériences de l'année passée.

Dès le lendemain, des centaines de milliers d'embryons nagent sous la forme de blastules ciliés. Le surlendemain elles sont à l'état de gastrules. Le quatrième jour les vésicules entérocœles commencent à se former. Le cinquième jour, la larve est complète avec bouche, estomac, intestins, anus et les deux vésicules entérocœles, séparées de l'estomac, la gauche ouverte au dehors par l'hydropore.

A partir de ce moment, l'évolution continue beaucoup plus lentement.

A la fin du premier mois, les bras de la *Bipinnaria* commencent à poindre; les deux vésicules s'avancent, en bas vers l'estomac qu'elles tendent à englober, en haut dans le lobe frontal (appendice supérieur médian dorsal).

A la fin du deuxième mois, les larves ont beaucoup grandi (fig. 1, 2 et pl. II toutes les figures) et mesurent jusqu'à près de trois millimètres (le diamètre des blastules naissantes est de 1/10e de millimètre); tous les bras de la *Bipinnaria* ont poussé et sont très longs.

Les vésicules entérocœles ont évolué. En haut, elles se sont rejointes ouvertes l'une dans l'autre et ont envoyé un prolongement dans le lobe préoral. Ce prolongement est fourni exclusivement par la vésicule gauche et l'on voit nettement en *m* (fig. 1 et 2) un rétrécissement marquant le point où les deux vésicules se sont fusionnées.

En bas, les vésicules se sont divisées, fournissant chacune une vésicule splanchnocœle qui entoure la face correspondante de l'estomac, tandis qu'elles-mêmes s'arrêtent un peu au-dessous de l'orifice œsophago-stomacal. La séparation semble complète en bas entre les deux hydrocœles, entre les deux splanchnocœles et entre hydrocœle et splanchnocœle d'un même côté. Je puis assurer qu'elle ne l'est pas. En examinant les larves de dos, j'ai vu fréquemment une petite pelotte de cellules endotheliales détachées et réunies ensemble circuler dans le système entérocœlien sous l'action des cils

vibratiles qui le garnissent. Partant du point *m*, par exemple, la pelotte descend dans l'hydrocœle gauche, passe en face de l'hydropore sans jamais s'échapper par là, se rend au côté gauche en suivant un canal de communication entre les bases de deux hydrocœles, derrière l'estomac, au niveau de sa jonction avec l'œsophage, remonte dans l'hydrocœle droite et revient au point *m* pour recommencer indéfiniment le même circuit. Or ce canal transversal est une corne dorsale de la splanchnocœle gauche, qui va se jeter au côté dorsal droit, dans une corne semblable, mais plus courte, de la splanchnocœle droite (fig. 2). Plus tard, la séparation des deux splanchnocœles à leur extrémité inférieure, au-dessous de l'estomac, s'efface également.

Je ne prétends pas ici décrire le développement normal, ni comparer le développement des larves parthénogénétiques à celui des larves provenant d'œufs fécondés : mes observations sont bien trop incomplètes pour cela. Je dis ce que j'ai vu sans en tirer de conclusions générales.

Vers le milieu du troisième mois, les bras papillifères commencent à se montrer. Les deux pairs apparaissent les premiers (fig. 1, 3 et fig. 1 de la pl. II).

C'est à ce stade que correspondent les photographies de la planche II.

Ces photographies ont été prises avec un appareil cinématographique, et de chacune je possède des rubans plus ou moins longs. Celle qui occupe le centre de la planche, grandie par une seconde opération photographique, montre la larve en attitude régulière, avec ses caractères normaux. C'est elle qui nous a fourni le galbe de la figure 1 (p. 33), qui est une interprétation libre de cette photo graphie. Les autres, beaucoup plus difficiles à interpréter, n'ont d'autre intérêt que de montrer l'aspect de la larve dans des attitudes variées. Elles fournissent ainsi la preuve absolue de la réalité de mes observations.

Ces photographies sont dues à l'obligeance de M. Bull, bien

connu par les nombreuses photographies d'êtres en mouvement qu'il a faites au laboratoire de M. le professeur MAREY. Son habileté consommée dans ce genre de travail était nécessaire pour la réussite. Après son départ, coïncidant avec ce moment de mes expériences, j'en ai été réduit à faire des dessins à la main, sans même pouvoir m'aider, en général, de la chambre claire, en raison des mouvements

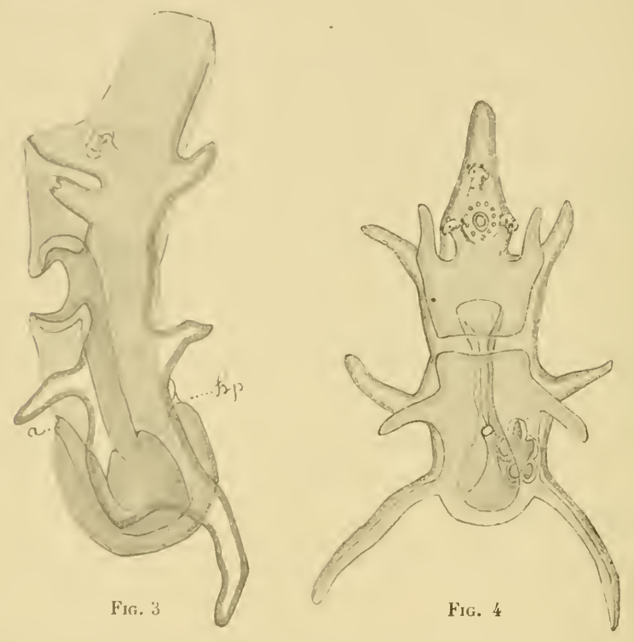


FIGURE 3. — Larve de profil. Dessin constitué d'après des dessins à la chambre claire. L'animal vu par le côté gauche, montrant les vastes dimensions de l'excavation circum-orale et de ses prolongements sur les parties latérales entre les bras, (remarquer la grande épaisseur du lobe préoral dans le sens antéropostérieur). *a.*, anus ; *h p.*, hydropore.

FIGURE 4. — Larve vue par la face ventrale et montrant la rosette aquifère.

de l'animal. La figure 3, cependant, est une interprétation d'un croquis obtenu à la chambre claire par le préparateur de la station, M. ROBERT. La figure 4 est une reproduction des contours de la figure 1, sur laquelle j'ai ajouté les bras papillifères et le commencement de la rosette aquifère tels que je les avais observés sur le vivant. Toutes les autres figures sont des croquis faits à main levée,

sans prétention à une exactitude rigoureuse, pendant l'observation de l'animal nageant sous le microscope.

Tout cela est fort incomplet; mais on comprend que je n'aie pas voulu sacrifier mes meilleurs échantillons pour les fixer, ni même les fatiguer par des observations microscopiques trop longues ou trop fréquentes. Mon but principal était de les élever : tout le reste était par surcroît.

Sous ces réserves, je donnerai donc les indications que j'ai pu recueillir sur celles de mes larves qui ont atteint le quatrième mois

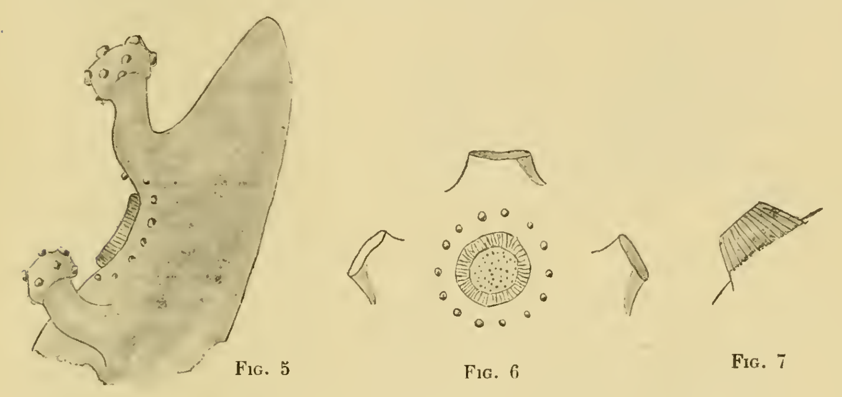


Figure 5. — Lobe préoral avec l'appareil adhésif, montrant l'un des bras pairs de la *Brachiolaria* et le bras impair, l'un et l'autre avec leur renflement terminal et leurs papilles adhésives. Entre eux, en coupe optique, la cupule dite ciliée et autour d'elle une couronne de petites papilles adhésives.

Figure 6.— La cupule dite ciliée, vue de face, avec l'origine des trois bras papillifères et le cercle de petites papilles adhésives qui l'entoure.

Figure 7. — Une papille adhésive en coupe optique très grossie.

et montré très nettement les premiers phénomènes de la métamorphose.

Du côté du corps larvaire, se montrent les trois bras adhésifs de la *Brachiolaria*. Ils sont courts, très robustes, très mobiles, toujours en action, se tordant, s'infléchissant dans toutes les directions. Leur renflement terminal présente la couleur jaune de la chitine, bien qu'ils n'aient sans doute rien de commun avec cette substance, sauf peut-être quelque sécrétion agglutinante peu abondante. Ce renflement est sphérique (fig. 5), et porte une quinzaine de papilles tron-

coniques striées longitudinalement (fig. 7), qui sont les organes adhésifs.

Entre les bras se montre la cupule dite ciliée, sur laquelle je n'ai pu reconnaître aucune indication de mouvement vibratile. Autour d'elle, est une couronne de petites papilles sphériques régulièrement disposées (fig. 6) qui sont sans doute des organes adhésifs, sécréteurs ou sensitifs.

A la partie inférieure du corps se montrent les rudiments bien connus du corps de l'adulte.

A gauche, la rosette aquifère (fig. 4, 8, 10) avec ses 5 lobes, se développe très lentement. Les lobes très bien dessinés n'ont pas dépassé une longueur double de leur largeur et n'ont point poussé de ramifications. Sur leurs côtés, je n'ai pu reconnaître les premiers rudiments des plaques ambulacraires, signalées et figurées par Fewkes (1888) dans la figure 3 de la planche 1 de son travail. Mais, pour le reste, la larve la plus avancée, que j'ai obtenue, était à peu près au même stade d'évolution que celle correspondant à cette figure.

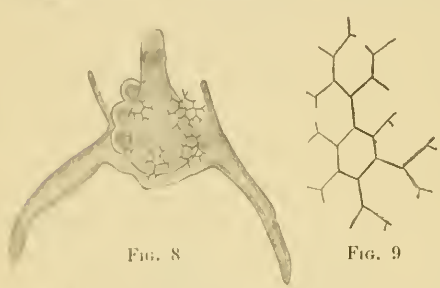


Figure 8. — Partie inférieure d'une larve âgée de plus de trois mois, vue de face du côté dorsal, montrant la rosette aquifère et le commencement du disque représenté par 5 spicules disposés en cercle. Entre la rosette et les spicules se trouve l'estomac.

Figure 9. — Un spicule plus avancé et très grossi, montrant bien le réseau hexagonal.

A droite, les premiers rudiments du disque dorsal de l'Astérie se montrent sous la forme de 5 spicules, première ébauche des 5 plaques terminales, qui ne tardent pas à grandir (fig. 8, 9). Au fur et à mesure qu'ils se développent, la région stomacale du corps prend un contour pentagonal (fig. 10, 11), de plus en plus accentué. Peu à peu, les côtés de ce pentagone deviennent saillants et convexes, tandis que les sommets se creusent et forment des encoches de plus en plus profondes.

Ce disque pentagonal est d'abord tout à fait appliqué sur l'abdomen globuleux de la larve. A mesure qu'il grandit, il devient plus fort, et par suite, se détache peu à peu, par ses bords, de la partie sphérique qu'il couvre. Ainsi se dessine une dépression circulaire entre l'abdomen larvaire contenant l'estomac et le disque pentagonal qui représente le disque apical de la future Astérie. Cette dépression est surtout profonde à la partie la plus élevée, située au côté droit de la larve.

Les bords convexes du disque pentagonal, contenant de larges plaques fenestrées, première ébauche des futures plaques terminales ont d'abord un contour régulier, puis ce contour devient denticulé, en même temps que des pointes saillantes se montrent sur la face dorsale du disque (fig. 12).

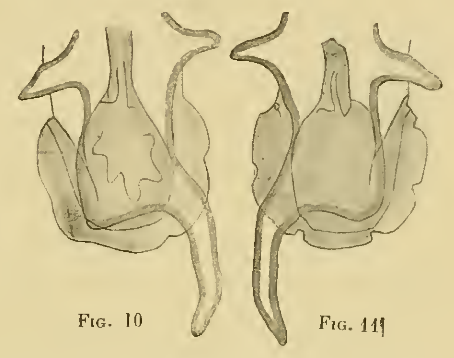


Figure 10. — Partie inférieure du corps d'une larve âgée de plus de trois mois, vue de profil par le côté gauche, montrant à l'arrière-plan le disque apical en grande partie caché par l'estomac et se révélant par son contour nettement pentagonal. Au premier plan la rosette aquifère et, entre les deux, l'estomac.

Figure 11. — Même préparation que la figure 10, montrant l'animal par le côté droit, avec le disque apical pentagonal qui laisse entrevoir par transparence la partie inférieure du corps larvaire.

Il résulte de là que le rudiment de la future Astérie se montre avec une parfaite netteté sur le corps de la larve, où il est représenté par les deux parties de nouvelle formation qui caractérisent essentiellement l'Astérie : la rosette aquifère et le disque apical avec indication des 5 bras et de leurs premières pièces squeletiques.

Il n'est donc pas douteux que la larve parthénogénétique carbonique ne contienne tout ce qui est nécessaire à la formation d'une Astérie achevée, et comme substance, base matérielle de la formation des organes, et comme énergie évolutive potentielle, mettant en œuvre ces matériaux.

Cependant, la métamorphose proprement dite n'a pas encore fait de grands progrès.

Par rapport aux larves en pleine activité de vie larvaire, telles que celles des figures 1 et 3, le corps correspondant à la figure 12 montre seulement les particularités suivantes :

Les appendices de la *Bipinnaria* sont un peu ratatinés, moins turgescents, et à leur extrémité se voit une accumulation d'amœbocytes qui pourraient bien être les phagocytes chargés de leur resorption.



Figure 12. — Extrémité inférieure du corps de la larve la plus avancée qui ait été obtenue, vue de biais, montrant le disque apical très développé avec 5 lobes très saillants, dentelés, épineux, séparés par de profondes encoches.

Les bras adhésifs de la *Brachiolaria*, au contraire, sont encore pleins de vigueur. L'animal, au lieu de voguer en pleine eau, entraîné par le courant et se déplaçant au moyen de ses cils locomoteurs, est devenu paresseux ; il se laisse tomber, rampe sur le fond, et fréquemment se fixe par ses ventouses. Mais cette fixation n'est que temporaire ; après quelques minutes, il lâche prise et se remet en marche.

La bouche a gardé toute son activité fonctionnelle ; elle est le siège d'un mouvement ciliaire actif, l'œsophage est animé de mouvements péristaltiques et l'estomac est bourré d'algues. Il n'y a aucun indice de régression de cette bouche et il semble qu'elle doive passer à l'Astérie plutôt que d'être remplacée par une bouche de nouvelle formation.

Quand on songe que, pour arriver à ce stade, elles ont mis trois mois et demi (celle représentée fig. 12 avait cet âge quand elle a été détruite par accident le 18 septembre), on est frappé de la lenteur de leur développement et l'on se demande si dans la nature les larves se développent plus ou moins vite et si la lenteur du développement dans l'expérience est due à l'origine carbonique des larves ou aux conditions de leur élevage.

A la première question, personne n'est en situation de répondre,

puisque l'on ne sait rien de la durée du développement normal dans les conditions naturelles. A la seconde, pas davantage, puisque personne n'a jamais élevé jusqu'à la métamorphose des larves d'Astéries provenant d'œufs fécondés. Je ne l'ai pas fait, moi non plus, et je le regrette un peu aujourd'hui. La raison de mon abstention a été un scrupule scientifique : je n'ai pas fait de fécondations pour éviter le maniement du sperme et l'éventualité de contamination des œufs parthénogénétiques et surtout pour éviter quelque mélange possible de larves issues de fécondation avec les larves carboniques dans les innombrables manipulations et transvasements qui doivent être faits pendant la durée totale d'une si longue expérience.

Ces scrupules sont exagérés. En faisant les fécondations et les traitements carboniques à des jours différents avec des instruments dûment nettoyés; en séparant les deux sortes de larves dans des locaux différents; en les observant sur place, on peut se garder contre toute contamination des œufs vierges et contre tout mélange des deux sortes de larves.

Je compte le tenter à la saison prochaine.

Résumé et conclusions

Les larves parthénogénétiques d'*Astérias glacialis* obtenues expérimentalement par l'action de l'acide carbonique sur les œufs vierges ont pu être élevées jusqu'à un stade voisin de la métamorphose, montrant la rosette aquifère et le disque apical avec cinq lobes dentelés représentant les cinq bras, séparés par de profondes échancrures et contenant les plaques terminales sous la forme de larges lames fenestrées.

Leur évolution, très lente, a duré plus de trois mois. Les rares survivants de l'expérience parvenus à ce stade ont été perdus par accident, alors qu'ils étaient pleins de vie et que rien n'autorisait à soupçonner qu'ils ne fussent pas en état de parachever leur développement.

L'alimentation artificielle au moyen de chlorelles élevées en culture pure a seule permis de les conduire jusqu'à ce stade.

EXPLICATION DE LA PLANCHE II.

Fig. 1. — Larve âgée d'environ trois mois du même stade que la fig. 1 du texte (p. 33), grossie environ 25 fois. *b.*, bouche ; *b l.*, bras adhésifs latéraux de la *Brachiolaria* commençant à se montrer ; *e.*, estomac ; *hy.*, bord de l'hydrocœle (pour détail voir fig. 1, 2, p. 33) ; *i d.*, bras inférieurs dorsaux ; *i l.*, bras inférieurs latéraux ; *i v.*, bras inférieurs ventraux ; *s d.*, bras supérieurs dorsaux ; *s m d.*, bras supérieurs médian dorsal (appendice frontal) ; *s v.*, bras supérieurs ventraux ; *s m v.*, bras supérieur médian ventral, se distinguant à peine par son contour qui se profile sur le supérieur médian dorsal et que l'on pourrait confondre avec le contour de l'hydrocœle qui se voit par transparence au-dessous de lui. Ce bras supérieur médian ventral se voit sur la figure 3 de profil (p. 36), il n'a pas été indiqué sur la figure 1 (p. 33), parce que l'auteur ne l'a reconnu sur la photographie qu'après l'exécution de la figure 1.

Fig. 2 à 17. — Même larve que celle de la figure 1, grossie seulement 5 fois, évoluant dans sa goutte d'eau sous l'appareil photographique et se présentant dans les attitudes les plus variées.

Pour complément d'informations voir pp. 35 et 36.

LA PARTHÉNOGENÈSE PAR L'ACIDE CARBONIQUE

OBTENUE CHEZ LES ŒUFS

APRÈS L'ÉMISSION DES GLOBULES POLAIRES

PAR

YVES DELAGE

Professeur à la Faculté des Sciences de Paris

J'ai montré antérieurement[1] que, pour déterminer le développement parthénogénétique des œufs, chez les Astéries, au moyen de l'acide carbonique, il fallait faire intervenir cet agent pendant l'émission des globules polaires. Les œufs encore pourvus de leur vésicule germinative ou ceux ayant émis depuis quelque temps leurs deux globules sont absolument réfractaires au réactif.

Ce n'est pas cependant le fait de posséder on non la chromatine des globules polaires qui intervient ici. J'ai constaté, en effet, que le développement parthénogénétique s'effectue aussi bien chez les œufs n'ayant émis aucun globule, chez ceux qui en ont émis un seul ou chez ceux qui ont émis les deux. Mais, dans le cas où aucun globule n'a été émis, il faut que les phénomènes caryocinétiques précédant cette émission aient commencé, et, dans le cas où les deux globules ont été émis, il faut que les phénomènes caryocinétiques corrélatifs de l'émission du second globule ne soient pas achevés. En d'autres termes, il faut, dans le premier cas, que l'œuf soit déjà sorti de l'état de repos qui précède l'émission des globules ; dans le second cas, que

[1] *Compte rendu*, séances des 13 et 20 octobre 1902, et *Arch. Zool. exp.*, 3e série, t. X, 1902, pp. 213-235.

l'œuf ne soit pas retombé dans l'état de repos qui suit l'émission du second globule. Il faut que l'œuf soit dans cet état labile, d'équilibre instable, qui se rencontre pendant les phénomènes de cinèse et qui n'existe plus quand la cellule est à l'état de repos.

J'ai montré aussi, dans mes recherches antérieures sur ces sujets, que l'œuf de l'Oursin *Paracentrotus* (= *Strongylocentrotus*) est absolument rebelle à l'action de l'acide carbonique et expliqué que cela tient au fait que les œufs de ces animaux émettent leurs globules dans l'ovaire maternel et sont tous, au moment où ils sont émis ou au moment où l'on peut les recueillir efficacement dans la glande, pourvus de leur pronucléus femelle et retombés à l'état de repos après l'émission de leurs deux globules.

Je me suis demandé s'il ne serait pas possible, par des moyens artificiels, de faire passer les œufs d'Oursin à cet état de labilité qui rend efficace l'application de l'acide carbonique pour déterminer la parthénogenèse.

Deux moyens se sont présentés à mon esprit : le secouage et l'élévation de la température.

Le secouage est depuis longtemps connu comme un agent excitant passablement efficace : il permet de hâter la maturation spécifique des œufs et même, dans certains cas, de déterminer un commencement de parthénogenèse ; on sait aussi qu'il est un agent très actif de tératogenèse ; enfin, c'est lui qui permet l'ovotomie et la blastotomie quand on veut les appliquer en grand sur un nombre considérable d'œufs ou d'embryons.

Ici, cependant, il ne suffit pas de déterminer la parthénogenèse. Les œufs secoués, puis abandonnés à eux-mêmes, ne se développent pas. Les œufs secoués, traités ensuite par l'acide carbonique à froid, ne se développent pas non plus. La chaleur seule ne donne pas non plus de résultats. Mais j'ai réussi en employant simultanément ces deux agents.

Les œufs sont secoués dans l'eau de mer à la température ordinaire, modérément, pendant 5 à 6 minutes. (Il faut absolument

éviter le secouage énergique habituellement employé pour obtenir l'ovotomie ou la blastotomie). Ils sont ensuite placés dans la solution carbonique, comme dans mes expériences antérieures, mais à la température de 28° à 30°. La solution est préparée avec de l'eau de mer portée à 35° environ, de manière qu'après le refroidissement produit par le changement de vases et l'introduction de la petite quantité d'eau de mer où les œufs ont été secoués, la température finale soit de 28° à 30°. On abandonne le tout au refroidissement naturel et, après une heure environ, on remplace la solution carbonique par de l'eau de mer naturelle (stérilisée, bien entendu), à la température ambiante.

L'expérience ayant été faite dans la soirée, j'ai observé le lendemain matin que 60 pour 100 environ des œufs étaient segmentés. Les plus avancés avaient une trentaine de blastomères. J'ai pu, par les réactifs colorants, mettre en évidence les noyaux et démontrer ainsi que c'étaient des segmentations véritables. Un bon nombre, d'ailleurs, étaient aussi belles et aussi régulières que celles obtenues par la fécondation.

Les œufs témoins n'ont pas montré une seule segmentation.

D'autres œufs de la même mère, traités par les procédés au chlorure de manganèse, au chlorure de potassium, avec ou sans traitement consécutif à l'acide carbonique, ont été le siège des phénomènes que j'ai décrits ailleurs sous le nom de *dégénérescence vésiculaire*, mais aucun ne s'est véritablement segmenté.

Il s'en faut de beaucoup, cependant, que ce mode de traitement soit aussi efficace que celui des œufs d'Astéries, en voie d'émission de leurs globules, par l'acide carbonique seul et à froid. Tandis que ceux-ci m'ont donné des larves qui ont vécu trois mois et demi et sont arrivées jusqu'au stade de la métamorphose, les œufs d'Oursin, traités par le procédé ci-dessus, n'ont pas dépassé le stade à 32 blastomères. Ils sont ensuite entrés en dégénérescence.

J'attribue ce fait, en partie, à une cause accidentelle, le soleil ayant frappé directement le vase où étaient les embryons ; en partie à

l'imperfection du procédé, dont les conditions optimes sont encore à trouver. Il faudra faire varier les conditions du secouage et la température de la solution chaude de CO^2, peut-être faire intervenir encore d'autres agents. C'est là le sujet d'une longue et patiente recherche que je n'ai pu entreprendre encore, vu l'époque avancée de l'année, qui ne permet plus de se procurer un matériel suffisant.

Mais, dès maintenant, un point reste acquis, c'est que l'on peut, par des agents mécaniques (secouage) et physiques (chaleur), mettre les œufs d'Oursin réduits, au repos, et par suite rebelles à l'action de l'acide carbonique, dans un état de labilité nucléaire qui les rend sensibles à cette action et leur permet de se segmenter parthénogénétiquement.

LES PERLES FINES

LEUR ORIGINE RÉELLE

PAR

LOUIS BOUTAN

Maître de Conférences à la Faculté des Sciences de Paris

INTRODUCTION

Avant de rédiger définitivement ce mémoire, j'avais écrit une note préliminaire intitulée « L'origine réelle des perles fines » que M. le professeur Yves Delage a bien voulu présenter en mon nom à l'Académie des sciences [1].

Dans cette note (qui résume les parties les plus importantes de ce travail), je cherchais à établir que les perles fines, contrairement à l'opinion classique, sont, de même que la coquille et les perles dites de nacre, sécrétées par l'épithélium externe du manteau de certains Mollusques, et je distinguais leur origine réelle (ectodermique), de leur origine apparente (mésodermique).

A la fin de la discussion intéressante qu'a provoqué l'exposé de cette note à l'Académie des sciences, M. le professeur Giard a déclaré à M. Delage que la priorité de la découverte de l'origine réelle des perles fines ne m'appartenait pas et revenait à Lyster Jameson qui a publié sur le même sujet un important mémoire paru en septembre 1902.

[1] Séance du 14 déccembre 1903.

Cette assertion, qu'a réfutée immédiatement M. DELAGE, est de nature à causer un certain étonnement à ceux qui sont au courant de la question, puisque Lyster JAMESON[1] a soutenu et développé précisément une opinion contraire à la mienne :

— La partie essentielle de ma note peut, en effet, se résumer ainsi :

L'épithélium externe (portion ectodermique du manteau) *sécrète seul la perle fine.*

— Le travail de JAMESON peut, au contraire, se condenser sous la forme suivante :

L'épithélium externe (portion ectodermique du manteau) *ne prend aucune part à la formation de la perle fine. La perle est sécrétée par un épithélium formé de toutes pièces dans l'épaisseur même du manteau, aux dépens des éléments conjonctifs* (d'origine mésodermique).

Le mémoire de JAMESON sera étudié, en détail, dans le chapitre de l'historique et je ferai les citations nécessaires pour dégager la pensée de l'auteur qui ne prête d'ailleurs à aucune ambiguité.

Dans ces conditions, comment expliquer l'assertion de M. GIARD?

Assurément, il serait contraire aux convenances de suspecter sa bonne foi et de croire qu'il a voulu diminuer l'importance de mon travail, en faisant planer un doute sur la priorité des résultats obtenus; je suis donc obligé de conclure que M. GIARD s'est contenté de feuilleter très superficiellement le travail de Lyster JAMESON et que la figure 22 du texte qui rappelle par sa disposition le stade caractéristique de la formation de la perle, l'aura induit en erreur. S'il s'était donné la peine de lire la description de cette figure et les annotations du texte que je reproduis plus loin[1], il se serait bien vite aperçu que la figure en question représente quelque chose de tout à fait différent de ce qu'il a cru.

[1] H. Lyster JAMESON, On the Origine of Pearls (*Proceed. Zool. Soc. London*, 1902, Vol. I, pp. 140-166, pl. XIV-XVII).

[1] Voir le chapitre sur l'historique.

Il n'y a pas d'ailleurs à le regretter, puisqu'il se trouve que l'erreur d'interprétation du texte et des figures de Lyster Jameson, commise par M. Giard, tombe en coïncidence avec l'interprétation nouvelle que je propose dans ce travail.

Je constate avec bonne humeur que M. Giard se trouve maintenant d'accord avec moi en ce qui concerne l'origine réelle des perles fines et je ne désespère pas que le savant professeur ne s'autorise bientôt de cette coïncidence pour réclamer, pour lui-même, la priorité de la découverte.

Mes prévisions se sont d'ailleurs réalisées depuis que j'ai écrit les lignes qui précèdent. On trouvera dans le chapitre suivant l'analyse critique d'une note[1], d'où je n'extrais pour le moment que cette phrase savoureuse de M. Giard :

« Aussi. m'avait-il paru inutile d'insister sur cette notion élémentaire dans les notes que j'ai publiées antérieurement au sujet de l'origine des perles chez les mollusques pélécypodes. Il s'agissait là, me semblait-il, de l'application à un cas particulier d'une loi générale bien connue. »

Il est vraiment fâcheux qu'il ait paru inutile à M. Giard de définir exactement l'origine réelle des perles fines dans ses propres travaux; cela lui aurait évité, peut-être, de rechercher dans un mémoire en anglais, qu'il a négligé de lire complètement, une priorité hypothétique.

Sa phrase me rappelle la conclusion d'une fable de La Fontaine, intitulée *Le Renard et les Raisins*.

Ils sont trop verts, dit-il, et bons pour des goujats.
Fit-il pas mieux que de se plaindre.

Critique des plus récents travaux relatifs à la question de l'origine des perles fines.

Mon intention n'est pas de donner ici un historique complet de la question et de passer en revue toutes les opinions émises à propos

[1] Alfred Giard, L'Épithélium sécréteur des Perles (*Comptes rendus de la Soc. de Biol.*, t. LV, 1903, n° 37).

des perles fines. Ce travail a été déjà fait à plusieurs reprises et cette reproduction n'aurait aucun intérêt. Pour les travaux anciens, je renvoie le lecteur au mémoire dont il a été question dans l'introduction [1]. Dans le travail de Lyster JAMESON, il trouvera les principales indications bibliographiques soigneusement coordonnées selon leur ordre d'apparition.

Je n'aurai pour les compléter qu'à signaler et à étudier, avec le sien, les travaux qui ont paru depuis 1902.

Tout d'abord, cependant, je dois réparer une omission dans la bibliographie faite par Lyster JAMESON, omission qui m'intéresse particulièrement puisqu'elle porte sur un travail personnel.

J'ai publié en 1898 une note, présentée par Henri DE LACAZE DUTHIERS à l'Académie des Sciences et intitulée « Production artificielle des perles chez les *Haliotis* [2] », que l'auteur anglais a oubliée de citer.

Je disais dans cette note, dont je crois bon de reproduire quelques passages :

« L'Huître perlière (Méléagrine) n'est pas le seul Mollusque qui soit capable de donner des perles fines. On sait que d'autres Acéphales peuvent également en contenir à l'état naturel et que, depuis longtemps déjà, des essais ont été tentés pour en faire produire artificiellement par les coquilles d'eau douce.

» Je me suis demandé s'il ne serait pas possible de faire naître artificiellement des perles dans les coquilles marines et en particulier dans celles des Gastéropodes. Beaucoup de ces Animaux présentent une nacre très irisée, qui paraît susceptible, en s'orientant en couches circulaires, de fournir l'orient cherché.

» Dans les Gastéropodes que j'ai mis en expérience, j'ai été amené à choisir l'*Haliotis*. Ce Mollusque est abondant dans les fonds rocheux de la Manche ; il atteint une taille considérable ; sa coquille est revêtue, dans l'intérieur, d'une couche nacrée très brillante ; de

[1] Lyster JAMESON, *loc. cit.*, p. 164.
[2] Louis BOUTAN, Production artificielle des Perles chez les *Haliotis* (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 21 novembre 1898).

plus, il se prête très bien à l'expérimentation. Placé dans les grands bacs du laboratoire de Roscoff, où ces recherches ont été faites, il s'acclimate facilement et, pourvu qu'on lui fournisse de l'eau bien aérée en quantité suffisante, on n'a pas à se préoccuper de son alimentation.

» Voici les principaux résultats obtenus :

» Toutes les *Haliotis* ont sécrété de la nacre au niveau des corps étrangers introduits et, dans plusieurs coquilles, ont moulé, à la surface des perles de nacre, de *véritables perles fines*, dont je soumets quelques échantillons à l'Académie.

» Les premières perles obtenues ne sont pas suffisamment détachées de la coquille et présentent une base de soudure trop large avec cette dernière ; le défaut a été en partie corrigé dans les expériences ultérieures, et sur les échantillons récents, on peut constater que la partie de la perle la plus rapprochée de la coquille est d'abord englobée par la couche nacrée.

» Il faut remarquer cependant que les perles ainsi obtenues artificiellement, si elles ont sensiblement la même constitution chimique que les perles naturelles, ne sont orientées en couches circulaires qu'à la périphérie, ce qui leur donne l'orient cherché, mais renferment dans leur intérieur un gros noyau de nacre dont l'orientation des couches est nécessairement différente de celles de la périphérie. On ne saurait cependant prétendre que ce sont là des perles fausses, puisque les perles naturelles contiennent, également, un noyau de grosseur indéterminée. »

Certes, je n'ai pas été le premier à essayer de produire artificiellement des perles. Chacun sait qu'il y a déjà plus d'un siècle, le célèbre naturaliste suédois Linné proposa à son gouvernement de faire un élevage de Mollusques dans l'eau douce pour leur faire produire des perles[1]. Mon seul mérite est d'avoir tenté méthodique-

[1] On dit même qu'il vendit 18,000 écus son procédé à un notable commerçant de Gottemburg, dont les héritiers trafiquèrent ensuite du secret pour la somme modeste de 500 écus.

ment l'expérience sur les Gastéropodes marins. J'ai d'ailleurs, considéré uniquement le problème comme un travail de laboratoire et je me suis gardé d'en faire un secret, puisque j'ai publié tout au long le procédé que j'avais employé, dans la note citée plus haut.

Le mot *véritables perles* fines que j'utilisais pour définir le résultat final de l'expérience, ne fut pas admis cependant par les auteurs qui s'occupèrent depuis de la question et l'on prétendit que s'il était possible par le procédé de la trépanation d'obtenir des perles de nacre[1], on ne pouvait songer à produire artificiellement de véritables perles fines.

Nous verrons dans la suite de ce travail que cette conclusion doit être modifiée.

Peu de temps après que j'eus fait paraître cette note, M. le professeur Dastre publia un article très documenté sur les perles fines[2], où, sous une forme littéraire, il étudiait scientifiquement la question et essayait de la mettre au point. Je citerai quelques lignes de cet article qui résument très bien l'état confus des connaissances générales qu'on possédait à ce moment sur les perles :

« Les expériences nouvelles de M. L. Boutan, disait M. Dastre, si elles ne doivent pas avoir d'autres résultats auront du moins celui-là : elles auront jeté un peu plus de lumière sur l'histoire naturelle de la perle.

» Il faut bien avouer que cette histoire est mal connue. Si l'on doutait de notre ignorance scientifique à cet égard, il suffirait de se reporter à cette séance de l'Académie du 21 novembre dernier, dans laquelle M. de Lacaze-Duthiers a communiqué à ses collègues le résultat des recherches de M. Boutan, et surtout à la discussion qui a suivi cette présentation. Des naturalistes, des chimistes, des navigateurs y ont pris part, et ont dit chacun leur mot. Et après tout cela, nous ne savons pas encore, de façon certaine, quel est l'organe

[1] Nous allons voir plus loin ce que les auteurs entendent par perles de nacre et véritables perles fines.

[2] Dastre, Les perles fines (*Revue des Deux-Mondes*, p. 672, 1er février, 1899).

de l'huître perlière qui produit la perle. Les uns ont supposé implici tement que c'était une production du manteau, d'autres que c'était une concrétion du rein ; et l'opposition ou la co-existence de ces deux origines diverses attribuées aux perles, n'a même pas été mise en évidence. On a parlé de glandes et de sécrétion glandulaire d'une part, de production ou de végétation épithéliale d'autre part, sans choisir entre ces deux mécanismes. On n'a pas décidé davantage si ces productions tendaient à être englobées dans la coquille ou à s'en séparer. Il ne semble pas, d'après cela, que l'on soit bien instruit du mécanisme intime de la formation de la perle et que l'on puisse se proposer d'imiter la nature de cette opération autrement que d'une manière tout à fait empirique et par conséquent incertaine. »

Devant cette confusion des opinions, M. Dastre devait être embarrassé pour conclure, mais il se tirait spirituellement d'embarras en disant :

« Dans l'impossibilité où nous sommes de décider entre ces deux théories contraires, il est prudent d'admettre provisoirement que chacune contient une part de vérité. »

« On distinguera donc, au point de vue de l'origine, deux espèces de perles : les unes, formées par le manteau, comme la nacre elle-même, se trouvent au contact de la coquille, ce *sont les perles de nacre*; *les autres, nées dans le rein ou dans les divers organes, seraient les perles proprement dites les plus pures, les plus belles, les plus parfaites.* »

Cette distinction que faisait M. Dastre datait déjà de loin, puisque von Baer[1], en 1830, distinguait déjà les perles fines, situées à l'intérieur du corps, et les perles de nacre qu'il subdivisait même en deux classes.

Elle était d'ailleurs confirmée par L. Diguet[2], qui, la même année,

[1] von Baer, Bemerkungen über die Erzeugung der Perlen (*Meckels Archiv.*, Jahrg. 1830).
[2] Diguet L., Sur la formation de la perle fine chez la Meleagrina margaritifera, note présentée par M. Ed. Perrier (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, CXXXVIII, p. 1589).

présentait à l'Académie des Sciences une note « Sur la formation de la perle fine chez la *Meleagrina margaritifera.* » Dans ce même travail, qui contient une observation très intéressante, M. Diguet est encore plus catégorique que l'auteur précédent et dit :

« La perle fine ou perle d'Orient a été confondue avec certaines concrétions calcaires produites par la sécrétion *des glandes* du manteau des mollusques.

» Chez la Pintadine, on rencontre deux sortes de concrétions : 1° la perle de nacre sécrétée par les glandes du manteau. Cette sécrétion peut, en se déposant sur les corps étrangers, produire des dépôts de nacre qui, dans certaines circonstances, se montrent sous forme de concrétions sphériques auxquelles les pêcheurs, à cause de leur forme, donnent le nom de perles de nacre.

» Ces perles de nacre se différencient très nettement, par leur aspect, de la perle fine. Elles ne possèdent qu'à un faible degré ces reflets irisés que l'on est convenu d'appeler Orient ; leur éclat est le même que celui de la coquille qui les a fournies. En un mot, *elles résultent d'une production naturelle, quoique accidentelle, élaborée à la superficie des tissus.*

» 2° La perle fine est d'une tout autre nature et d'une tout autre origine : C'est une véritable calcification pathologique effectuée au sein même des tissus *dans une région quelconque du mollusque à l'exception toutefois, comme le démontrent les observations, de la partie externe du manteau.*

» *La perle fine ne se forme pas d'emblée comme la perle de nacre* ; *elle subit une évolution pendant laquelle on verra ses éléments constituants se modifier et apparaître successivement.* »

— Qu'est-ce au début une perle fine d'après M. Diguet?

« *Une ampoule ou plutôt un phlyctème rempli d'une humeur dont la matière organique en solution, se condensant progressivement*, arrive, après s'être maintenue un certain temps à l'état gélatineux et, avant de se calcifier, à se transformer en une substance analogue à la conchioline.

» Cette condensation accomplie, la masse, par suite d'un *mécanisme spécial, se subdivise en une série de couches concentriques plus ou moins régulières, laissant entre chaque zone des interstices que le dépôt calcaire cristallisé viendra occuper.*

. . . .

» En résumé, la perle fine n'est pas, comme on l'avait cru jusqu'ici, un simple dépôt de nacre produit accidentellement par des sécrétions glandulaires, mais bien le résultat d'une opération physiologique ayant pour but d'éliminer de l'organisme un parasite ou une cause d'irritation. »

M. Diguet a effectivement observé cette production d'une ampoule chez les Méléagrines, ainsi que le prouve la préparation qu'il a donnée au Muséum et qui y est exposée dans les galeries de notre grand établissement national. Peut-être, cependant a-t-il trop tôt conclu qu'il se trouvait en face de la formation de la perle fine.

Je me contenterai pour le moment de citer l'objection faite à cette interprétation de M. Diguet par le professeur Raphaël Dubois [1].

Le savant physiologiste de Lyon constate tout d'abord que si l'on examine au mois d'août les Moules, dans certains points de l'Océan, où l'on trouve ordinairement des perles, on n'en trouve aucune, ou seulement des débris calcaires analogues à des dents cariées.

On trouve au contraire en abondance des petits Distomes de 4 à 6 dixièmes de millimètre dans l'épaisseur du manteau.

M. Raphaël Dubois décrit l'enkystement de ces Distomes, qui sont le centre d'une perle. Au commencement du mois d'août, ajoute-t-il, la coque se désagrège : « *A un moment donné il ne doit plus rester qu'une masse gélatineuse correspondant aux perles gélatineuses signalées par* M. Diguet..... Il y a des perles qui échappent à la fonte physiologique et peuvent acquérir un plus gros volume parce que le Distome est mort, tué par un autre parasite (peut-être un Sporo-

[1] Dubois (R)., Sur le mécanisme de la formation des Perles fines dans le *Mytilus edulis* (*Compte rendu de l'Académie des Sciences de Paris*, T. CXXXIII, p. 603).

zoaire)..... *La plus belle perle n'est donc, en définitive, que le brillant sarcophage d'un Ver.* »

De l'exposé de cette note, il ressort nettement que M. Raphaël Dubois[1] a constaté chez les Moules la présence de Trématodes servant à constituer le noyau de la perle fine. Déjà depuis Philippi et bien d'autres, on savait que les perles des Mollusques d'eau douce ont ordinairement pour origine un parasite, mais il importait de préciser l'origine des perles chez les Mollusques marins.

Après cette intéressante note de M. Raphaël Dubois, parut en mars 1902, le travail de Lyster Jameson[2] auquel j'ai fait allusion dans mon introduction, et qui avait été précédé en 1901 d'une note[3] sur les Méléagrines que je ne cite que pour mémoire car elle ne rentre pas directement dans notre sujet. Ce travail est très important, car il renferme une étude anatomique et histologique consciencieuse des Moules perlières et du parasite producteur de la perle. J'indiquerai tout d'abord les principales divisions du mémoire.

L'auteur, après avoir donné un rapide exposé des théories relatives à la production des perles et constaté que Raphaël Dubois a trouvé que dans *Mytilus edulis* les perles sont produites par la larve d'un Distome, explique qu'il a pris comme matériel pour son travail les perles de Billiers, localité qu'il a visitée en août et décembre 1901.

Il étudie ensuite la structure du manteau et de la coquille de la Moule et distingue, comme ses prédécesseurs, les perles en perles vraies et perles de nacre qu'il désigne sous le nom de « blisters and concretion ». Dans un chapitre distinct, il recherche l'origine et étudie le développement de la perle puis, passant à l'étude du parasite, il note la structure de la larve trématode dont il étudie la biologie dans des paragraphes distincts. Il termine enfin son mémoire en indiquant

[1] Confirmant ainsi, comme il le note lui-même, l'observation de Garner faite en Angleterre en 1871.

[2] H. Lyster Jameson, On the Origin of Pearls (*Proceed. Zool. Soc. London*, 1902, Vol. I, pp. 140-166, pl. XIV-XVII.)

[3] H. Lyster Jameson, On the identity and distribution of the Mother-of-Pearl Oysters, (P.Z.S., 1901. Vol. I, p. 372).

les intéressantes expériences qu'il a faites sur l'infection artificielle des Moules et développe diverses considérations qui ne rentrent pas dans le cadre de nos recherches.

Lyster Jameson est donc partisan de la distinction entre les perles de nacre et les vraies perles fines. Comment comprend-il et explique-t-il l'origine et le développement de la perle fine?

Pour éviter toute confusion, je citerais, *in extenso*, les passages qu'il me paraît nécessaire de reproduire en souvenir de l'assertion fantaisiste de M. le professeur Giard signalée dans l'introduction :

« Origin and Developement of the Pearl[1] »

« The Trematode enters *Mytilus edulis* as a tailless Cercaria, and at first may often be found between the mantle and shell. It is probable that it reaches this position by boring throug the mantle, but I have not yet been able to find one in the act of doing so. The larvæ creep about on the inner surface of the shell, and, after a while, again enter the connective tissue of the mantle, where they come to rest, assuming a spherical form. They seem to avoid the more muscular parts of the mantle—no doubt because the absence of a definite boring apparatus makes it difficult for them to pass through the latter. When embedded in the tissues they are visible to the naked eye as little yellowish spots, about $^1/_2$ mm. in diameter.

« At first the worm only occupies a space lined by connective tissue fibrils (Pl. XIV, fig. 2), but soon the tissues of the host give rise to an epithelial layer, which lines the space and ultimately becomes the pearl-sac (Pl. XV, fig. 5, *s*.)

« *This epithelium*[2] *appears to arise quite independently of the outer epidermis, and is no doubt due to a specific stimulation on the part of the parasite* as other parasites *e. g.* Sporocysts, Cestode larvæ, etc., are not surrounded by such a sac.

« At first a few cells appear (Pl. XIV, figs. 2, 3, *pr*.) which proli-

[1] Lyster Jameson, *loc. cit.*, pp. 148 et 149.
[3] Ces passages ne sont pas soulignés dans le texte original.

ferate and arrange themselves along the wall of the cavity. These cells are larger than the connective-tissue corpuscles, and more susceptible to stains. They are flattenend and polygonal in surface view. Their nuclei (Pl. XIV. fig. 3. *n.*) are large and spherical, and show the conspicuous chromatin reticulum and distinct nucléolus that characterize the nuclei of embryonic or rapidly dividing tissues.

« *I have not been able to find the nuclei of these cells actually undergoing division.* The proliferating sheet of cells ultimately surrounds the parasite and becomes the sac. From the first these cells are basally continuous with fibres of connective tissue (Pl. XIV. fig. 3. *c. t.*) *Their transformation into the pearl-sac is a gradual one, and every step can be traced in sections of the parasites* in situ. »

Le revêtement épithélial du manteau, chez le Mollusque, dérive du feuillet ectodermique de la larve. Le tissu conjonctif et ses éléments divers ont pour origine les éléments mésodermiques de la larve. D'après la description fournie par Jameson, le sac de la perle est une formation mésodermique et la perle se forme, d'après lui, *dans l'épaisseur même du manteau, indépendamment du revêtement épithélial externe du corps.* Il y a donc, pour Jameson, une origine différente entre la nacre, produit de sécrétion de l'épithélium externe du corps, et les perles fines, produit des éléments mésodermiques modifiés sur place en épithélium sécréteur.

S'il constate parfois, comme dans la figure 22 de son texte, que l'épithélium du sac se met en communication avec l'épithélium externe du manteau, il interprète ce fait *comme un phénomène secondaire, comme une rupture produite par la compression des tissus* entre la paroi de la coquille et celle de la perle, ainsi que le prouve cette nouvelle citation [1] :

« A pearl may increase in size until its diameter is considerably greater than the thickness of the mantle, so that it protrudes visibly. It may even break through the ciliated epidermis ; for valuable

[1] Lyster Jameson, *loc. cit.*, p. 150.

pearls have been found in the branchial chamber and also outside the shells.

« *If it presses upon the tissues intervening between itself and the shell, these may become absorbed, in wich case the epithelium of the pearl-sac becomes continuous with the shell-forming epidermis* (text-fig. 22). The result is that the subsquently formed layers of the pearl are continuous with those of the shell, and an attached pearl is formed. The fusion of two or more pearls to form a compound pearl is effected in the same way. »

Je discuterai, après avoir exposé mes propres recherches, cette opinion de Jameeson, mais je puis dire dès maintenant que c'est à la suite de l'analyse critique de ce travail que j'ai été amené à chercher de nouvelles preuves d'une opinion contraire à la sienne. Considérant que le fait de la formation d'un organe de sécrétion mésodermique (le sac de la perle) dans le voisinage d'un organe de sécrétion ectodermique (l'épithélium externe du manteau), donnant sensiblement le même produit au point de vue de la composition chimique, était un phénomène peu vraisemblable, j'ai été amené à reprendre l'étude de la question et à vérifier si les observations de Jameson et leur interprétation étaient exactes.

Je ne voudrais diminuer en rien l'importance des recherches de Jameson. S'il n'est pas arrivé à découvrir la vérité et à interpréter exactement les faits, je reconnais volontiers que c'est son étude consciencieuse qui a servi de point de départ à mes propres recherches. Nous sommes partis du même point, j'ai profité de la route qu'il avait tracée, mais j'ai cru nécessaire de changer bientôt de direction et de suivre un nouveau sentier.

Avant d'indiquer où il m'a conduit, il me reste encore à signaler plusieurs travaux, et en premier lieu une note nouvelle que M. le professeur Raphaël Dubois[1], a présentée il y a fort peu de temps à l'Académie des Sciences de Paris.

[1] Dubois Raphaël, Sur l'acclimatation et la culture des pintadines ou huîtres perlières vraies sur les côtes de France, et sur la production forcée des perles fines (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, n° 16, 19 octobre 1903, t. CXXXVII).

Dans ce travail, le savant professeur de la Faculté des Sciences de Lyon annonce qu'après être arrivé, ainsi qu'il l'avait publié en 1900, à provoquer chez certains Mollusques la production de perles fines[1], il a pu transporter des Pintadines des frontières de la Tripolitaine à Paris.

Il estime qu'elles peuvent s'acclimater et se cultiver sur les côtes de France, et même y acquérir des qualités nacrières supérieures.

« En plaçant, dit-il, ces pintadines dans les milieux naturels ou artificiels où les Moules (*Mytilus gallo-provincialis*) deviennent perlières par suite de la contamination parasitaire, on provoque facilement la production des perles fines, de telle sorte qu'en ouvrant successivement trois pintadines contaminées, on a pu trouver dans chacune d'elles deux petites perles, ainsi que je l'ai montré dernièrement dans mon laboratoire de Lyon. »

Cette Pintadine qu'il détermine, d'après Lyster Jameson, *Margaritifera vulgaris*, et qu'il a été chercher dans le golfe de Gabès, paraît être celle qui avait déjà été trouvée dans le même gisement par M. Vassel[2] en 1890 et par M. Edouard Chevreux en 1892, lors des dragages de la Melita, et déterminée par M. Dautzenberg sous le nom de *Meleagrina radiata* (Deshayes), Huître originaire de la Mer Rouge et récemment introduite dans la Méditerranée, depuis que les deux mers ont été mises en communication l'une avec l'autre par l'intermédiaire du canal de Suez.

Je cite cet intéressant travail pour en signaler l'intérêt et souhaiter avec M. Raphaël Dubois que l'on seconde ses efforts et qu'on lui fournisse le moyen de doter la France d'une industrie nouvelle, car, comme le faisait très justement observer M. Dastre[3], « quel que soit l'avenir réservé à l'ostréiculture perlière, il est sûr que cet avenir

[1] *Mémoires et Comptes Rendus des séances du Congrès international d'Agriculture et de Pêche.*

[2] Eusèbe Vassel, Sur la Pintadine du golfe de Gabès (*Association Française pour l'avancement des sciences*, *Tunis*, 1896).

[3] Les perles fines, p. 685 (*Revue des Deux Mondes*, 1er février 1899).

sera laborieux. Tout ce qui s'obtient par culture exige du temps et coûte de la peine ».

M. SEURAT avait antérieurement publié un livre très documenté sur l'huître perlière[1]. Cet ouvrage contient des chapitres intéressants sur la récolte de la nacre et des perles fines, mais représente plutôt une mise au point de la question qu'un travail personnel.

Je signalerai seulement le passage où l'auteur, après avoir raconté mes expériences sur l'*Haliotis*, ajoute[2] :

« Les expériences de LINNÉ et des savants qui ont adopté sa méthode n'ont qu'une valeur spéculative, et ne sont susceptibles d'aucune application pratique. »

J'espère qu'après la lecture de mon mémoire l'opinion de M. SEURAT sera modifiée, et je le souhaite d'autant plus que ce naturaliste étant chargé d'une mission dans nos possessions océaniennes, pour l'étude scientifique de la nacre et des perles, il serait à désirer qu'il institue sur place quelques expériences dans cette voie.

Plus récemment, j'ai à signaler une découverte intéressante de M. SEURAT[3] publiée sous le nom de M. GIARD.

En étudiant sur place les Huîtres perlières, M. SEURAT a trouvé des scolex de Cestodes qu'il considère comme le point de départ de la formation des perles, et qui, d'après ses indications, envahissent toutes les parties du corps (branchies, région dorsale, foie, ventricule, etc.).

Malheureusement, M. SEURAT n'a pu suivre l'évolution complète de ce parasite, et son action, comme producteur de perles, est encore hypothétique.

Nous verrons cependant, par l'exposé de mes propres recherches, qu'il n'y a rien d'invraisemblable à ce qu'un scolex de Cestode puisse devenir le noyau d'une perle, s'il s'égare dans une région du Mollus-

[1] L'Huître perlière ; Nacre et Perles, par M. L. G. SEURAT (*Encyclopédie scientifique des aide-mémoire, Masson, Paris*, probablement 1900). (Le livre ne porte pas de date.)

[2] L'Huître perlière, p. 73.

[3] A. GIARD, L'Origine parasitaire des perles d'après les recherches de M. G. SEURAT (*Comptes Rendus de la Société de Biologie*, t. LV, 1903, n° 30).

que, que nous définirons plus loin sous le nom de cavité concho-palleale. Ce serait là, d'ailleurs, une condition nécessaire et suffisante.

Il semble, d'ailleurs, que M. SEURAT a été précédé dans cette découverte par M. W. A. HERDMAN et son assistant M. James HORNELL[1], qui ont fait des études très intéressantes sur les pêcheries de Ceylan.

Dans une de ses dernières publications[2], M. HERDMAN dit, en effet : « Unlike the case of the European mussels, however, we find so far, that in Ceylon the most important cause is a larval cestode of the Tetrarhynchus form. Mr. Hornell has traced a considerable part of the life history of the parasite, etc. »

Depuis cette publication qui ne date que de mars 1903, M. HERDMAN et James HORNELL[3] ont présenté au congrès de Southport une note très intéressante sur la formation des perles dans les huîtres de Ceylan.

Dans cette note[4], les deux savants consignent les principaux résultats de leurs recherches et la note n'ayant qu une faible étendue, je la reproduis tout entière pour faciliter la discussion que je ferai plus loin d'une note du professeur GIARD :

« Professor Herdman and Mr. Hornell have had two cruises of several weeks each amongst the pearl-oyster banks in the Gulf of Manaar, and have had the experience of the three consecutive inspections of March and November 1902 and March 1903, and also the successful fishery of 1903, from which to draw conclusions. Many hundreds of oysters have been examined, and large numbers of pearls have been decalcified. As a result of this work they have come to the conclusion that there are several distinct causes that lead to the production of pearls in the Ceylon pearl 'oyster' (*Margaritifera vulgaris*, Schum.).

[1] Précédés eux-mêmes par PHILIPPI, KELAART et bien d'autres.

[2] W. A. HERDMAN. The pearl fischeries of Ceylon *(Royal-Inst. of Great Britain. Weekly evening meeting*, March 27th., 1903, page 8).

[3] Note on Pearl-formation in the Ceylon Pearl Oyster. *By* W. A. HERDMAN, *D. Sc., F. R. S., and* James HORNEL. British Association, Section D. — Southport, Sept. 15, 1903).

[4] Cette note relativement très récente ne se trouvait encore dans une aucune de nos bibliothèques publiques et je dois adresser mes remerciements à M. le professeur HERDMAN qui a bien voulu me l'envoyer immédiatement sur ma demande.

1. Some pearls or pearly excrescences on the interior of the shell are due to the irritation caused by *Clione, Leucodore,* and other boring animals.

2. Minute grains of sand and other inorganic particles only form the nuclei of pearls under exceptional circumstances. Probably it is only when the shell is injured, *e.g*, by the breaking of the 'ears,' thus enabling sand to get into the interior, that such particles supply the irritation that gives rise to pearl-formation.

3. Many pearls are found in the muscles, especially at the levator and pallial insertions, and these are formed around minute calcareous concretions, the 'calcospherules', which are produced in the tissues and form centres of irritation.

4. Most of the fine pearls found free in the body of the Ceylon oyster contain the remains of Platyhelminthian parasites, so that the stimulation which leads to the formation of an 'Orient' pearl is, as has been suggested by various writers in the past, due to the presence of a minute parasitic worm. In all cases, what ever its nucleus may be, the pearl, like the nacre, is deposited by an epithelial layer.

These pearls may be conveniently classified as—

I. *Ampullar pearls,* where the nucleus and resulting pearl lie in a pouch, or ampulla, of the ectoderm projecting into the mantle. The others lie in closed sacs.

II. *Muscle-pearls,* formed around calcospherules near the insertions of muscles.

III. *Cyst-pearls,* formed around encysted parasites. The parasite in the case of the majority of the cyst-pearls of Ceylon is the larva of a Cestode which appears to be new, and will be described under the name *Tetrarhynchus unionifactor*. The younger larval stages have been found free-swimming in the Gulf of Manaar and on the gills of the oyster; later stages are common in the liver, mantle, and gills; and a more advanced *Tetrarhynchus* is found in the file fishes, *Balistes mitis* and *B. stellatus,* which feed upon the

oysters. The sexually mature Cestode has not yet been found, but we may expect it to occur either in one of the large Elasmobranchs (such as *Trygon uarnak*) which abound on the pearl banks, or possibly in one of the smaller cetaceans, which may also feed upon such fishes as *Balistes*. »

Enfin pour terminer cet exposé des travaux les plus récents, il reste à étudier la note de M. Giard intitulée « l'Épithélium sécréteur des perles »[1] dont j'ai déjà cité une phase dans l'introduction.

Je ferai tout d'abord une remarque : Généralement, quand un auteur traite grossièrement ses adversaires, c'est que lui-même se sent dans son tort.

Or, M. Giard débute ainsi :

« Tout le monde sait à la société de Biologie, certains paraissen l'ignorer dans d'autres milieux... »

Je me réjouis, pour le motif indiqué plus haut, de cette forme impertinente et, me remémorant tous les savants estimables que M. Giard a traités avec cette aimable désinvolture, je me sens très honoré de me trouver classé dans ce milieu d'hommes pondérés et raisonnables que M. Giard affecte de mépriser si fort.

Le savant professeur poursuit en ces termes :

« Une sécrétion soit liquide soit concrète et finalement solide est toujours produite par un épithélium tantôt libre et superficiel, tantôt invaginé en forme de culs-de-sac glandulaires ou de poches kystiques.»

Puis il ajoute :

« Ce fait ayant été présenté comme une nouveauté importante dans une communication apportée cette semaine à l'Académie des Sciences, je crois devoir rappeler des travaux récents où il est énoncé de la façon la plus explicite. »

Là, je demande un instant d'arrêt pour poser cette simple question : M. Giard aurait-il lu par hasard ma note « sur l'origine réelle des perles » de la même façon que le travail de Lyster Jameson ?

[1] Alfred Giard, L'Épithélium sécréteur des Perles (*Comptes Rendus Société de Biologie*, t. LV, 1903, n° 37, 25 déc.)

Évidemment, une sécrétion soit liquide, soit concrète et finalement solide est (sinon toujours, du moins ordinairement) produite par un épithélium, mais M. GIARD sait aussi bien que moi qu'il y a épithélium et épithélium comme il y a fagots et fagots et que, par exemple, la surface externe de la peau n'a pas la même origine et ne fournit pas les mêmes sécrétions, que la plèvre et le péritoine.

Dans la note à laquelle M. GIARD fait allusion, je n'ai pas cherché à établir que la perle fine était sécrétée par un épithélium, ce fait ayant déjà été mis en évidence avant moi, mais j'ai démontré que la perle fine est sécrétée par le *même* épithélium que celui qui sécréte la nacre et la coquille. Voilà le fait important.

Après avoir ainsi dénaturé le sens de mes recherches, M. GIARD se hâte de triompher en écrivant : « Lyster JAMESON a figuré, de la façon la plus nette, l'épithélium sécréteur de la perle des moules dans son beau mémoire » mais il omet de citer les passages que j'ai donnés plus haut, et qui établissent que, selon Lyster JAMESON, la perle fine est produite par un épithélium différent de celui qui sécrète la nacre et la perle de nacre.

Son triomphe est d'ailleurs de courte durée, car un peu honteux, sans doute, d'obscurcir ainsi la vérité, il cache dans un coin de la page une petite note où on lit cette phrase typique : « *d'après le texte de ce mémoire, il ne semble pas que Jameson se soit exactement rendu compte du processus qu'il a si exactement observé et figuré...* »

Il serait cruel d'insister davantage et j'arrêterais là mes réflexions si M. GIARD n'avait fait mieux encore.

J'ai reproduit plus haut la note de HERDMAN et HORNELL « Sur la formation des perles dans les huîtres perlières de Ceylan » et, comme j'ai cité le texte *in extenso*, il est facile de se rendre compte que les savants auteurs distinguent plusieurs sortes de perles (ampullar pearls, muscle pearls, cyst pearls) et qu'ils attribuent leur production à plusieurs causes distinctes. Il est également facile de constater que si, très justement, les auteurs reconnaissent que les perles sont sécrétées

par un épithélium, ainsi que l'avait déjà montré Lyster Jameson, ils ne disent nulle part *que l'épithélium qui sécrète les perles fines dans les sacs clos, est l'épithélium externe du manteau*. Cependant, M. Giard cite également le texte de Herdman et Hornell et quand on lit cette citation elle paraît tourner contre moi et donner la priorité à ces auteurs.

Comment M. Giard a-t-il arrangé les choses pour arriver à ce résultat ? — De la façon la plus simple. MM. Herdman et Hornell écrivent 1°, 2°, 3°. M. Giard supprime le 2° et le 3°.

Quoi ! dira-t-on, M. Giard tronque une citation pour altérer le sens général d'un texte. C'est presque un abus de confiance.

— Non. Il ne faut pas prendre les choses au tragique ; un esprit chagrin pourrait prétendre qu'il s'agit là d'une gaminerie un peu forte, mais je suis plus indulgent et j'estime que M. Giard n'a cru faire en tout ceci qu'une..... simple espièglerie.

De cet exposé critique ressort nettement la conclusion suivante :

Les savants qui ont travaillé le plus récemment la question, distinguent, au moins, deux catégories de perles et essayent de baser cette distinction sur des caractères scientifiques.

L'opinion classique qui en est résultée peut se résumer ainsi : les perles fines, et les perles de nacre ont une origine différente ; les premières naissent dans l'intérieur même des tissus du Mollusque dans un sac clos. Les secondes sont le produit de la sécrétion de l'épithélium externe du manteau.

L'objet de ce mémoire est de démontrer que cette distinction est mal fondée et que les perles fines sont comme les perles de nacre un produit de la sécrétion *d'un même épithélium* ; l'épithélium externe du manteau.

I

Les moules perlières de Billiers.

Guidé par les raisons théoriques que j'ai exposées dans le chapitre précédent, je résolus de reprendre l'étude de la question de l'origine réelle des perles fines.

Grâce à l'obligeance de mon excellent ami M. le professeur Joubin[1], qui a bien voulu mettre à ma disposition les échantillons relativement nombreux de la collection de malacologie, au Muséum, j'ai pu tout d'abord examiner des Méléagrines conservées dans l'alcool ; mais, j'ai reconnu bien vite qu'une étude sur le vivant pourrait seule me conduire à une solution précise.

M. le professeur Joubin m'a alors procuré à plusieurs reprises des Moules fraîches provenant de Billiers. Dans ce petit port, situé à l'embouchure de la Vilaine, les Moules recueillies à une certaine profondeur, renferment abondamment des perles, ainsi que l'avait signalé, il y a déjà plusieurs années, M. d'Hamonville[2].

C'est ce même matériel provenant de Billiers, qu'a utilisé M. Lyster Jameson dans le travail que j'ai analysé plus haut. Mes recherches sont donc facilement comparables avec celles de cet auteur, puisqu'elles portent non seulement sur la même espèce d'Acéphale, mais, aussi, sur des Mollusques provenant des mêmes localités.

En ouvrant quelques centaines de ces Moules (ainsi que je l'ai fait au mois de décembre 1903), il est facile de constater[3] qu'un grand nombre d'entre elles sont infestées par le Trématode, observé par Jameson et, qu'environ une sur cinq renferme des perles visibles à l'œil nu, par transparence, dans l'intérieur du manteau.

Tout en faisant une série d'observations sur les tissus frais, j'ai pu préparer de bons matériaux pour les coupes et grâce à ces dernières, reproduites dans la planche III, il devient facile de se rendre compte de l'origine réelle des perles fines.

[1] Ce travail a été fait au laboratoire de Malacologie du Museum, dirigé par M. L. Joubin.

[2] d'Hamonville, Les Moules perlières de Billiers (*Bull. soc. Zool. de France*, p. 140, 1894).

[3] J'ai noté l'époque à laquelle j'ai fait ces observations, car il est très vraisemblable, que le résultat pourrait être très différent si l'on recherchait le parasite à une date quelconque.

II

Description topographique — Rapports de la coquille et du manteau. Chambre concho-palléale.

La surface externe du manteau qui sécrète la coquille et qui est capable de la régénérer si la coquille vient à disparaître[1], n'est pas adhérente sur toute son étendue à cette production épithéliale.

La coquille n'est rattachée au manteau qu'au niveau des différents muscles.

1° Les deux muscles adducteurs des valves (dimyaires), ou le muscle adducteur des valves (monomyaires) ;

2° Les muscles moteurs du pied ;

3° Les muscles intrinsèques du manteau.

Ces derniers forment une bande continue en dedans du pourtour de la coquille, bande plus ou moins sinueuse qui donne naissance à cette impression de la coquille qui a servi jadis à classer les Acéphales en *integro-pallialia* et *sinu-pallialia*.

J'ai cru nécessaire de rappeler cette disposition bien connue pour faire comprendre la configuration de la chambre que j'appellerai « concho-palléale » et qui a une importance fondamentale au point de vue de la naissance et de la formation des perles fines. Cette chambre (fig. I du texte) a pour plafond la face interne de la coquille, pour plancher la plus grande partie de l'épithélium externe du manteau

[1] J'ai démontré le fait par une expérience relatée dans la note déjà citée où je disais : « Pour étudier la formation de la nacre, j'ai été amené à enlever complètement la coquille sur un certain nombre d'échantillons d'*Haliotis*. Quelques sujets ont résisté et se sont promptement rétablis, malgré la gravité du traumatisme que je leur avais fait subir. Actuellement, plus d'une demi-douzaine, admirablement soignés par le gardien de la station, sont encore parfaitement vivants, et cependant l'ablation de la coquille remonte au mois de mars dernier. Ces étonnantes bêtes ne paraissent pas avoir beaucoup souffert de cette mutilation ; elles ont sécrété déjà toute une série de coquilles, sans pouvoir arriver à en constituer une définitive. Ces coquilles, de nouvelle formation, n'ont probablement pas de point d'attache suffisant sur les muscles columellaires, et, lorsque l'animal se contracte, elles se détachent avec une rare facilité. »

et est limitée à son pourtour par la troisième catégorie de muscles *k*, les muscles intrinsèques du manteau. Elle est seulement traversée par les deux autres catégories de muscles *e* et *m*, qu'on peut se représenter comme des piliers charnus réunissant la coquille à diverses parties du corps. Cette chambre concho-palléale, nettement limitée comme il vient d'être dit, est hermétiquement close.

A l'état normal c'est une cavité presque virtuelle, puisque l'épithé-

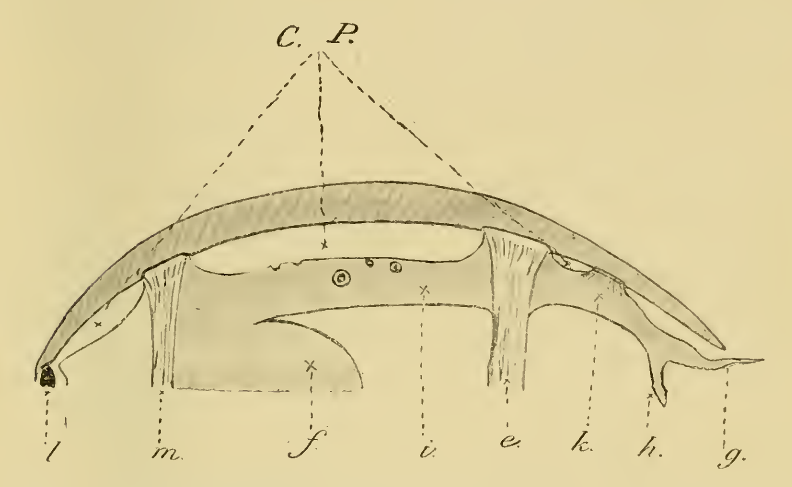


Fig. I. — Coupe schématique de la chambre concho-palléale où prennent naissance les perles chez la Moule.

Explication des lettres. — *C P*, chambre concho palléale ; *e*, muscle adducteur anterieur ; *m*, muscle adducteur postérieur ; *f*, corps ; *i*, paroi du manteau ; *g*, bord externe du manteau ; *h*, bord interne du manteau ; *k*, muscle palleal ; *l*, ligament.

Les petits ronds représentent des perles logées dans l'intérieur du manteau.

lium de la face externe du manteau est appliqué (en contact intime) sur la face interne de la coquille, mais ce rapprochement peut être rompu sans le moindre effort, le manteau étant plus ou moins élastique et contractible. Dans ce dernier cas, la cavité reste toujours sans communication avec l'extérieur mais devient une cavité réelle.

C'est dans l'intérieur de cette chambre concho-palléale que se forment les perles. C'est dans l'épaisseur des parois du corps limitant cette chambre que l'on trouve les perles logées au millieu des tissus.

L'épithélium externe du manteau s'étend pourtant au delà de la chambre concho-palléale ; sur toute la périphérie des muscles périphériques, il est capable de produire de la matière nacrée, et cependant il ne prend aucune part à la formation des perles fines. Les observations des auteurs les plus récents semblent d'accord à ce sujet[1].

Cette constatation a une certaine importance, car on sait que les perles fines ont presque toujours, sinon toujours, pour noyau un parasite qui, chez les Mollusques marins (aussi bien dans les Méléagrines que chez les Moules) paraît être, d'après les dernières observations de Dubois[2], le même Trématode.

Si l'animal, le Distome parasite pénétrait, comme le pense Jameson, en s'insinuant entre la coquille et le manteau, dans le corps du Mollusque, il serait arrêté par les muscles. Les perles seraient localisées à la périphérie du manteau puisque, ainsi que le fait remarquer l'auteur, dans la citation faite plus haut, les larves en question sont dépourvues de tout appareil perforateur et ne peuvent traverser les masses musculaires.

III

Structure du manteau

Lyster Jameson a indiqué d'une façon exacte, dans ses grandes lignes, la structure du manteau de la Moule. Mais sa description est un peu schématique et je crois devoir les compléter, par quelques observations.

Le manteau est un organe complexe. L'épithélium qui l'enveloppe représente très exactement l'ectoderme de la larve et se différencie en deux régions distinctes.

1° L'épithélium externe formé de cellules plus ou moins aplaties selon l'état dans lequel se trouve l'organe au point de vue de la

[1] Il n'y a cependant, selon moi, aucune impossibilité à ce qu'on puisse obtenir artificiellement des perles dans cette région du manteau.

[2] Dubois, Sur l'acclimatation et la culture des Pintadines, *loc. cit.*

sécrétion). Il produit la nacre ou les perles, et cette production, au moins pour la nacre, n'est pas localisée en des régions plus ou moins restreintes, mais s'étend à toute la surface.

2° L'épithélium interne qui tapisse la cavité branchiale, est cilié et formé de cellules beaucoup plus hautes que l'épithélium externe.

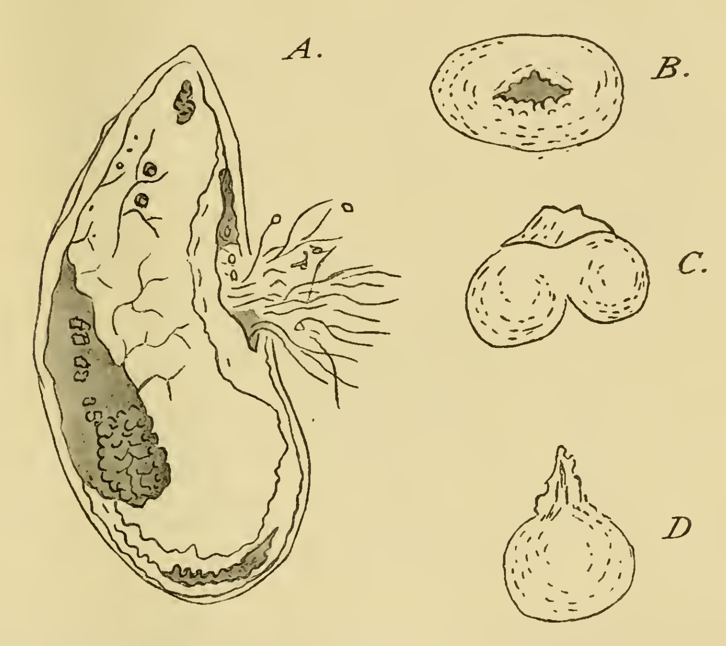


Fig. II. — Moule perlière ouverte et perles diverses.

Explication des figures. — *A*, Moule perlière couchée sur le côté gauche; la coquille est enlevée et vers le tiers supérieur on aperçoit, par transparence, deux perles, et sur la gauche cinq points qui représentent des Distomes en train de s'encapuchonner.

B, perle présentant un cratère central.

C, deux perles soudées avec pédicule.

D, perle à peu près sphérique avec pedicule.

Entre les deux lames, formées par ces deux régions épithéliales distinctes, se loge le parenchyme qui a une tout autre origine, puisqu'il est mésodermique. Il comprend les éléments conjonctifs, les fibres musculaires et les nombreuses lacunes sanguines prenant l'apparence de véritables vaisseaux.

C'est pour avoir oublié cette double origine du manteau, qui n'a cependant rien de spécial aux Acéphales, que Lyster JAMESON a méconnu la véritable origine des perles fines. Je reconnais cependant que cette distinction facile à faire en principe est moins facile à faire par une simple inspection superficielle.

Si après avoir écarté les deux valves de la Moule perlière, on



FIG. III. — Coupe schématique d'une perle logée dans l'intérieur du manteau et entourée de son sinus sanguin.

Explication des lettres. — *Ep*, épithélium externe du manteau ; *E*, épithélium du sac de la perle ; *G*, acinus génital femelle ; *P*, perle vue en coupe (on aperçoit au centre le parasite formant le noyau) ; *S*, sinus sanguin périphérique.

détache avec le manche d'un scalpel les muscles sur toute la périphérie de l'animal, en ayant soin de les sectionner au ras de la coquille, le manteau présente l'aspect suivant (voir figure II du texte) :

Les parois du manteau sont encombrées de produits génitaux, soit mâles, soit femelles, selon les échantillons, mais de loin en loin, on distingue une petite zone claire au dessous de l'assise épithéliale. Au

milieu de cette partie claire, on aperçoit des perles entièrement formées et renfermées dans un sac clos ; la zone claire est produite par le liquide sanguin renfermé dans des lacunes qui entourent le sac de la perle (fig. III).

A ce niveau, en partant de l'épithélium externe du manteau, qui apparaît à l'œil comme un simple vernis tapissant la paroi du manteau, on a : la couche épithéliale externe, un peu de tissu conjonctif lacuneux, puis un vaste sinus sanguin, enfin une couche épithéliale entourant la perle.

J'ai reproduit dans le texte l'aspect de cette perle logée dans l'intérieur des tissus du manteau (fig. II et III).

Autour d'un noyau central représentant les restes d'un Distome, on aperçoit les couches concentriques de la perle *P*, qui ont été visiblement sécrétées par la paroi épitheliale du sac *E*. Cette partie épithéliale semble détachée des autres tissus ; en réalité, elle baigne au milieu du sang contenu dans le sinus périphérique *S*.

VI

Origine réelle de la perle. — Stade de l'encapuchonnement.

Dans la coupe du manteau que nous avons étudiée dans le chapitre précédent, il s'agissait d'une perle entièrement formée et logée dans la paroi même du manteau (fig. III).

Quelle a été l'origine de cette perle ? S'est-elle formée sur place ? Comment s'est-elle constituée ?

Pour répondre à ces questions, qui représentent la partie la plus importante de ce mémoire, il faut regarder attentivement sur un certain nombre de Moules la face interne de la coquille, avec une forte loupe ou un faible grossissement du microscope ; on aura chance ainsi de trouver le Distome signalé par Raphaël Dubois et étudié par Jameson.

Au moment où l'on opère la séparation brutale de la coquille et du

manteau, il se déplace d'ordinaire et l'on a chance de le voir ramper à la surface interne de la coquille. J'ai maintes fois répété cette observation, mais je me garde d'en revendiquer la priorité, puisqu'elle est signalée tout au long dans le mémoire de H. Lyster Jameson qui a exactement observé et figuré l'animal, et je ne puis

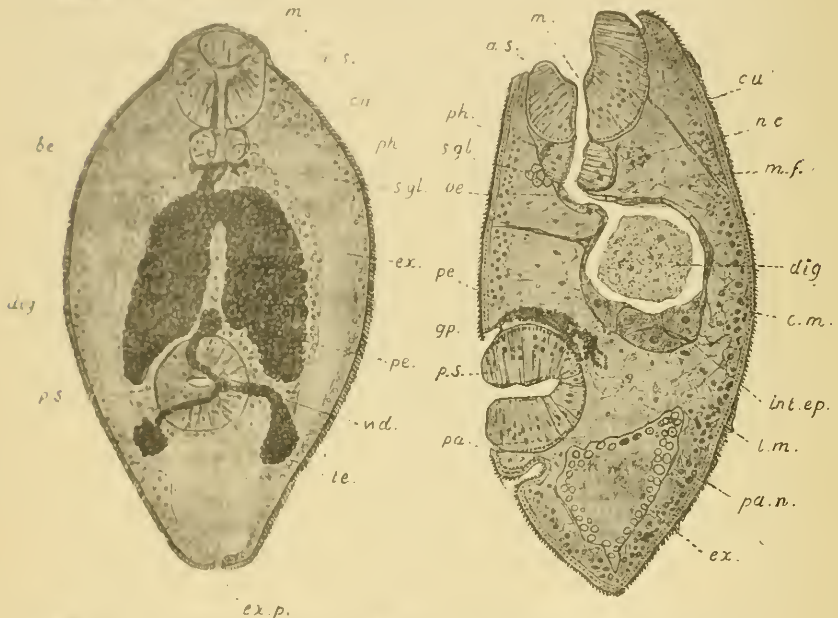


Fig. IV. — Le Distome parasite des Moules perlières d'après H. Lyster Jameson.

Explication des figures. — Fig. 6. — *cu*, cuticule ; *m*, bouche ; *as*, ventouse antérieure ; *ps*, ventouse postérieure ; *ph*, pharynx ; *sgl*, glande salivaire ; *œ*, œsophage ; *dig*, cœcum digestif ; *ex*, système excréteur ; *ex p*, pore du système excréteur ; *pe*, pénis ; *te*, testicule ; *vd*, vas deferens.

Fig. 7. — Le même animal en section longitudinale. — *pa*, parenchyme ; *intep*, épithelium intestinal ; *gp*, pore génital ; *cm*, musculature circulaire ; *lm*, musculature longitudinale ; *mf*, fibre musculaire du parenchyme ; *nc*, commissure nerveuse supra-œsophagienne.

mieux faire que de reproduire la figure qu'il en donne dans son mémoire.

C'est ce Distome parasite que le professeur Raphaël Dubois avait proposé d'appeler *Distomum margaritarum* et que Jameson détermine comme *Distomum* (*Brachycœlium* Dujardin, 1845, *Leucithodendrium* Loos, 1896) *Somateriæ* (Levinsen, 1882).

Si après avoir découvert l'animal à la surface de la coquille, nous examinons attentivement l'épithélium externe de la chambre concho-palléale, en étudiant un nombre suffisant d'échantillons, nous apercevrons bientôt quelques points jaunes, visibles à l'œil nu avec un peu d'habitude.

Ces points jaunes représentent les mêmes Distomes dans une position différente, immobilisés par un processus dont nous allons nous rendre compte bientôt.

Il est difficile de juger exactement de leurs relations avec le manteau par un simple examen superficiel ; mais à l'aide des des coupes effectuées sur les stades jeunes, la question va s'éclairer. Nous sommes arrivés, en effet, au stade le plus intéressant, celui que je crois avoir le premier mis en évidence et que je désigne sous le nom de *stade de l'encapuchonnement*. Je l'ai reproduit par des photographies microscopiques (pl. III, fig. 3, 4, 5, 6).

Le Distome parasite enfermé dans la cavité concho-palléale se loge dans un repli de l'épithélium externe du manteau, aux dépens duquel il s'est formé une petite logette. En examinant attentivement les coupes photographiées, on aperçoit le Distome parasite *P*, encore dans la cavité concho-palléale *ep*, mais entouré de l'épithélium externe *epi* qui s'est déprimé tout autour de lui et l'entoure déjà sur une grande étendue (*epic*).

Les photographies reproduites Pl. III, fig. 4, 5, 6, sont tellement démonstratives qu'il serait inutile d'insister si M. le professeur Giard n'avait écrit dans la note dont j'ai parlé dans l'historique :

« Mais chez la Moule le processus palingénétique de l'invagination épithéliale observé par Herdmann et Hornell chez la pintadine est *généralement* remplacé par le processus cœnogénétique de l'immigration de quelques cellules de l'épithélium qui, entraînées par le parasite, se multiplient ensuite pour former la paroi du kyste (voir Jameson, l. c. pl. XIV, fig. 2, p.).

Cette simple phrase ne contient pas moins de trois grosses erreurs :

1° Jameson ne démontre pas, n'a pas donné pour les perles fines naturelles d'une précieuse ... le processus de l'invagination épithéliale ;

2° Jameson n'a pas considéré l'épithélium du sac des perles comme formé par le processus ... de l'invagination de quelques cellules de l'épithélium ;

3° Le processus ... de l'invagination de quelques cellules ne s'applique pas aux Moules perlières.

Ce premier ... ne paraît ... une excellente conclusion à ce chapitre.

V

LE STADE DE L'ENCAPUCHONNEMENT ET LES DIFFÉRENTS MODES DE FORMATION DES PERLES

Le stade de l'encapuchonnement, que j'ai figuré pl. III, fig. 4, 5, 6, donne la clef de l'origine réelle des perles fines.

En l'étudiant sur un très grand nombre de coupes et en multipliant les préparations de manière à en suivre les progrès, on constate en effet une série de formes intermédiaires fort intéressantes que j'ai représentées schématiquement dans la figure V du texte.

Il suffit d'ailleurs de regarder attentivement les figures 4, 5, 6 de la planche III pour comprendre que l'on assiste à la défense de l'organisme du Mollusque contre l'envahissement du parasite. L'épithélium palléal, e.p.e., tout autour de l'élément prend des caractères spéciaux : les cellules deviennent plus hautes que dans le reste du manteau.

C'est la sécrétion de cet épithélium qui donne naissance à la perle.

Plusieurs cas peuvent se présenter ; tous sont d'ailleurs faciles à observer dans la série des coupes (fig. V du texte).

a) La dépression de l'épithélium peut être peu profonde et rester largement ouverte, il se forme alors une demi-perle qui se soude à la coquille (Fig. V, a).

2° Le capuchon épithélial peut être plus profond tout en conservant un large orifice qui continue à faire communiquer la cavité où est logé le parasite et la cavité palléo-coquillière.

La perle reste percée sur la face tournée vers la coquille d'un orifice central (Fig. II *B* et fig. V, II).

3° Le pourtour du capuchon peut ne limiter qu'un tube étroit, qui subsiste à l'état de conduit. La perle sensiblement sphérique, ou en

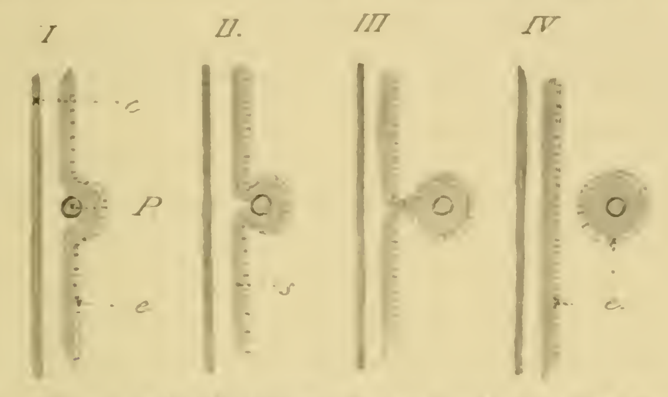


FIG. V. — Schéma montrant les différents modes de formation des perles fines dans le stade de l'encapuchonnement.

Explication des figures. — I. Formation d'une perle soudée à la coquille. — II. Formation d'une perle creuse. — III. Formation d'une perle pédiculée. — IV. Formation d'une perle ronde et libre dans l'intérieur des tissus.

Lettres communes aux quatre figures : c, coquille ; e, épithélium externe du manteau ; p, parasite ; s, sécrétion nacrée.

forme de poire présente un pédicule de forme variable : c'est une perle pédiculée : (Fig. II *C*, *D* et fig. V, III).

4° Enfin les bords du capuchon peuvent se souder. La cavité parasitaire séparée de la cavité concho-palléale s'enfonce dans les tissus. La perle a une forme sphérique. (Fig. III et fig. V, IV).

Ce quatrième cas est le plus général et nous ramène au point de départ représenté dans la figure III du texte et que nous proposions d'expliquer.

Nous comprenons maintenant comment cette perle sphérique se trouve isolée dans les tissus mêmes du manteau, entourée de toute part par les éléments conjonctifs mésodermiques.

C'est là une position secondaire, un *trompe-l'œil.*

En réalité, l'assise épithéliale interne du sac de la perle n'est qu'un fragment de l'épithélium du manteau, nullement formé par des cellules dérivant du tissu conjonctif ou détachées une à une de cet épithélium comme l'a si catégoriquement affirmé M. Giard, mais constitué par une portion de cet épithélium externe qui, après avoir fait partie intégrante de cet épithélium, s'en trouve détachée secondairement par suite du processus évolutif.

Nous voyons maintenant, avec la dernière évidence, le lien qui réunit les perles incomplètes, soudées à la coquille, et ces perles fines isolées au milieu des tissus.

Quelles que soient leurs formes définitives, leur origine commune est le même épithélium, l'épithélium externe du manteau.

VI

Pénétration des distomes parasites dans la cavité concho-palléale. Hypothèse la plus vraisemblable.

Si la présence des Distomes parasites dans l'intérieur de la cavité concho-palléale, et le stade consécutif de l'encapuchonnement sont des faits hors de doute, il n'en reste pas moins une question intéressante à élucider.

Comment les Distomes parasites se trouvent-ils dans l'intérieur de la cavité concho-palléale? D'où viennent-ils? L'intérieur de la chambre concho-palléale est une cavité close, par où les Distomes sont-ils entrés dans cette prison ?

Les parasites n'ayant pu se former de toute pièce dans l'intérieur de la cavité et la coquille offrant un obstacle invincible à la pénétration du Trématode, il ne me paraît y avoir que deux hypothèses possibles en présence :

1° Le Distome a pénétré dans la cavité concho-palléale en venant de l'extérieur et en s'insinuant entre la coquille et le manteau.

2° Le Distome a pénétré dans la cavité concho-palléale en venant de l'intérieur du corps et en traversant la paroi du manteau.

Au premier abord, la première hypothèse qui a été adoptée par Lyster Jameson paraît soutenable. Elle me semble cependant devoir être rejetée pour plusieurs raisons.

1° Parce que, ainsi que je l'ai noté lorsque j'ai décrit la cavité concho-palléale, on ne trouve ni parasites ni perles sur la périphérie de cette cavité, extérieurement aux muscles palléo-coquilliers. Si les parasites essayaient de pénétrer entre la coquille et le manteau en venant de l'extérieur, un grand nombre, sinon tous, devraient être arrêtés au niveau du rempart musculaire qui se dresse sur leur passage.

2° Si l'on trouve des parasites libres dans l'intérieur du corps de l'animal, au milieu du tissu conjonctif, ces parasites ne peuvent venir comme le croyait Jameson de l'intérieur de la cavité concho-palléale, puisque nous connaissons le stade de l'encapuchonenment et que nous savons que les parasites une fois logés dans la cavité ne perforent pas l'épithélium puisqu'ils sont englobés par lui.

3° Les parasites que l'on trouve dans la cavité concho-palléale sont, il est vrai, des formes jeunes, mais présentent cependant une organisation voisine de l'adulte. Si à cet état ils pénètrent dans le corps du Mollusque pour y achever leur évolution, ils ne méritent plus le nom de *somateriæ* et ce n'est plus chez les Oiseaux qu'il faudrait chercher la forme adulte du Distome.

Si, par les trois raisons que nous venons d'énoncer, on rejette la première hypothèse et on examine les arguments qui militent en faveur de la seconde, on peut invoquer les suivants :

1° En faisant des coupes à travers la paroi du manteau des Moules perlières, on rencontre parfois le stade que j'ai figuré planche III, figures 1 et 2. Le parasite est au milieu des éléments lâches du tissu conjonctif et semble cheminer fréquemment dans les sinus sanguins.

Les photographies que j'ai reproduites planche III, figures 1 et 2, le montrent dans l'intérieur d'un des acini glandulaires de la glande

génitale mâle et la masse noire qu'on aperçoit auprès de lui, *aco*, le représentent en contact avec les restes d'une masse spermatique. Le parasite *P*, à cet état, paraît être une forme sensiblement plus jeune que celle que l'on rencontre dans la cavité concho-palléale.

2° Puisque les parasites que l'on trouve dans la cavité concho-palléale sont visiblement des formes jeunes en voie de devenir adultes, il est vraisemblable de supposer qu'ils sont en voie de quitter le corps de leur hôte (la Moule perlière) pour gagner le corps de l'animal où ils doivent devenir adulte et qu'ils représentent des parasites égarés dans une cavité close et sans issue pour eux.

3° Si les parasites sont en voie de quitter leur hôte (le Mollusque) et cheminent de l'intérieur du corps vers l'extérieur, on comprend facilement que tous ceux qui sortent en dehors de la cavité concho-palléale puissent s'échapper facilement et que, en particulier, ceux qui sortent à la périphérie de la chambre concho-palléale ne rencontrent aucun obstacle pour devenir libres.

Pour les raisons que viens de donner, il ne paraît donc pas douteux que le parasite qui infeste le corps du Mollusque et qu'on retrouve dans la cavité concho-palléale, ne passe du corps du Mollusque dans cette cavité.

Cependant, je me hâte de reconnaître que c'est là une hypothèse insuffisamment appuyée par des observations précises et contre laquelle on peut élever l'objection suivante :

Puisque le Trématode, une fois logé dans la cavité concho-palléale est incapable de perforer l'épithélium et subit l'encapuchonnement au lieu de s'ouvrir un passage de vive force pour reconquérir sa liberté, comment fait-il pour pénétrer, lorsqu'il est dans l'intérieur du corps, dans cette cavité concho-palléale? Est-il vraisemblable qu'incapable de perforer l'épithélium de dehors en dedans, il puisse faire cette opération de dedans en dehors? Ou bien, existe-t-il une porte d'entrée mystérieuse qui lui permet d'accéder sans effraction dans l'intérieur de cette cavité concho-palléale?

— Ici, après avoir posé la question, je dois confesser mon igno-

rance ; malgré des observations nombreuses mais probablement trop rapides, je n'ai pu surprendre cette pénétration du parasite et de nouvelles observations seront nécessaires pour étudier ce point intéressant.

J'ai rencontré plusieurs fois, dans l'observation directe, des parasites libres qui rampaient dans l'intérieur des grosses lacunes sanguines ayant l'aspect de vaisseaux, mais le problème reste entier, ces lacunes ne communiquant pas que je sache avec l'extérieur.

Quoi qu'il en soit, je suis obligé de constater qu'il n'existe aucune preuve directe et absolue qui vienne donner pleine certitude à la deuxième hypothèse. En attendant que de nouveaux travaux aient fait la lumière sur ce point, on peut dire seulement que cette deuxième hypothèse est la plus vraisemblable des deux et qu'il paraît raisonnable d'admettre que le parasite cherche à quittter le corps de l'hôte pour commencer la vie libre. Un grand nombre doit gagner l'extérieur, mais ceux qui viennent aboutir à la cavité concho-palléale sont des égarés qui ne tardent pas à être victimes de la mauvaise direction prise.

VII

Importance du stade de l'Encapuchonnement

Il me reste maintenant à rechercher pourquoi Lyster Jameson, malgré ses recherches très consciencieuses, n'est pas arrivé aux mêmes conclusions que moi.

Le stade observé par H. Lyster Jameson et figuré par lui Pl. XIV fig. 2 et que j'ai reproduit (figure VI du texte) d'après sa planche correspond à celui que j'ai figuré Pl. III, fig. 1 et 2. Il ne représente pas, comme il l'a cru, le stade où la perle commence à se former autour du petit Trématode enkysté, car la cavité où est logé l'animal n'est pas tapissée d'un véritable épithélium. Il est d'ailleurs facile, d'après la description même de l'auteur, de se rendre compte qu'il s'agit là d'un revêtement conjonctif : « At first, dit-il, a fewcells appear (Pl. XIV fig. 2) wich proliferate and arrange themselves along the

walls of the cavity. These cells are larger than the connective-tissue corpuscles, and more susceptible to stains. They are flattened and polygonal in surface view. Their nuclei are large and spherical, and show the conspicuous chromatin reticulum and distinct nucleolus that characterize the nuclei of embryonic or rapidly dividing tissues.

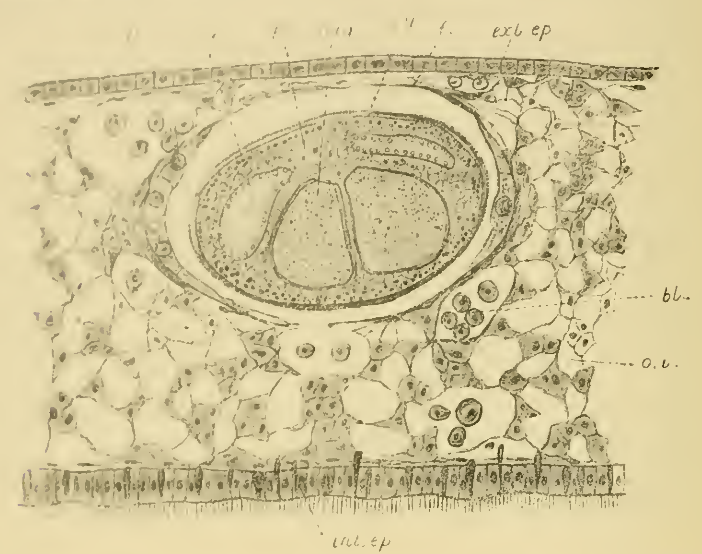


Fig. VI. — Reproduction de la figure de Lyster Jameson, représentant d'après cet auteur le premier stade de la formation de la perle.

Explication des lettres. — *f*, fibre du tissu conjonctif ; *p r*, cellules aux dépens desquelles se forme l'épithélium du sac ; *c u*, cuticule ; *dig*, cæcum digestif ; *e.r*, organe excréteur : *pa*, parenchyme du parasite ; *b l*, globules du sang ; *ext. ep*, épithélium externe ; *int. ep*, épithélium interne.

I have not been able to find the nuclei of these cells actually undergoing division... »

J'ai moi-même à plusieurs reprises, ainsi que je le disais plus haut, retrouvé ce stade sur mes coupes et j'ai pu me convaincre que l'on se trouve en présence du Trématode au moment où il se déplace à travers les tissus du Mollusque. Cette enveloppe conjonctive est incapable de sécréter les matériaux de la perle.

Le fait constaté par Jameson est donc exact et l'on trouve des animaux dans la situation de celui représenté par lui fig. VI et que j'ai

également figuré moins schématiquement fig. 1, pl. III ; mais son interprétation est inexacte parce qu'il s'imagine, sans l'avoir d'ailleurs constaté *de visu*, ainsi qu'il le reconnaît avec une entière bonne foi[1], que l'animal qu'il représente provient de la cavité palléale et qu'il a perforé les tissus pour venir se loger dans l'intérieur du manteau.

L'erreur de Jameson provient de ce que n'ayant pas distingué le

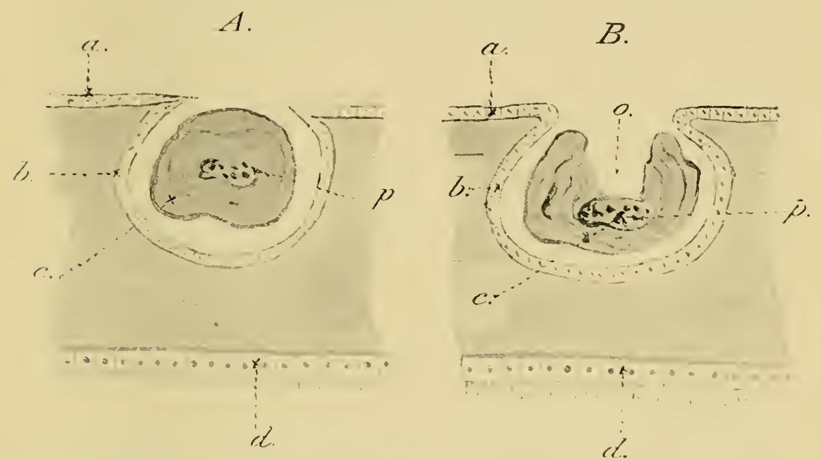


Fig. VII. — Figure d'après Lyster Jameson rappelant le stade de l'encapuchonnement mais représentant d'après l'auteur une perle sur le point de se souder avec la coquille.

Explication des figures. — *A*, figure d'après Lyster Jameson.

B, figure modifiée pour correspondre au stade de l'encapuchonnement.

Lettres communes aux deux figures : *a*, épithélium externe du manteau ; *b*, épithélium du sac de la perle ou du capuchon ; *c*, couche concentrique de matière nacrée ; *d*, épithélium interne du manteau ; *o*, orifice central de la perle ; *p*, parasite.

stade de l'encapuchonnement il n'a pas saisi l'identité qui existe entre l'épithélium qui tapisse la cavité du sac où est logée la perle ronde et l'épithélium externe du manteau.

Dès lors, il a voulu faire dériver du stade signalé plus haut (le parasite cheminant dans l'intérieur des tissus) le stade de la formation de la perle isolée au milieu des tissus, alors qu'un intermédiaire était indispensable. Il a cru malgré le peu de probalité que présentait

[1] Page 148, *loc. cit.*

cette opinion, que le tissu conjonctif qui enveloppait l'animal du premier stade, se transformait en cet épithélium sécréteur de nacre qu'il observait par la suite dans le sac des perles en voie de formation.

En réalité, ainsi qu'on vient de le voir, il n'y a aucun rapport entre cette paroi conjonctive mésodermique et cet épithélium dérivant de l'épithélium externe du manteau d'origine ectodermique.

Lyster Jameson a été tout près cependant de trouver la vérité ainsi que le montre la figure 22 de son texte ; malheureusement, là encore, il a été égaré par une idée préconçue et il a cru à une réunion secondaire de deux épithéliums, alors qu'il se trouvait peut-être en face du stade de l'encapuchonnement. Une étude plus attentive l'aurait, vraisemblablement, mis sur la voie de la vérité.

Cette figure, que je reproduis d'après l'auteur, est cependant trop schématique et me paraît inexacte sur un point important. (Fig. VII du texte.)

Dans le cas figuré par Lyster Jameson la perle *c*, ne pourrait prendre la forme qu'il a indiquée, et sur une coupe aurait l'apparence que j'ai reproduite à côté de sa figure.

En effet, en interprétant ce stade comme un stade d'encapuchonnement nous sommes en présence du deuxième cas que j'ai défini plus haut, et la perle devrait présenter un cratère central *o*.

Lorsque le capuchon épithélial reste à l'état de capuchon incomplètement fermé, l'animal n'étant entouré par l'épithélium que sur une portion de sa périphérie, il reste un large hiatus faisant communiquer la cavité où est logé le parasite *P*, et la cavité palléale.

VIII

Les perles se forment-elles seulement aux dépens de l'épithélium du manteau et peut-il s'en constituer dans d'autres parties du corps ?

Les faits que nous avons exposés dans les chapitres précédents démontrent que pour qu'un parasite donne naissance à une perle,

il faut qu'il se trouve en contact avec l'épithélium externe du manteau et subisse le stade de l'encapuchonnement.

Les auteurs qui ont prétendu que les perles pouvaient se former dans l'intérieur d'autres organes que le manteau, ont été probablement induits en erreur par des observations incomplètes, ou ont décrit comme perles des productions qu'on ne peut assimiler légitimement aux véritables perles fines.

Dans un grand nombre d'Acéphales, le rein est encombré de concrétions : dans les Mactres, en particulier, ainsi que j'ai pu l'observer maintes fois au laboratoire de Roscoff, le rein contient un grand nombre de calculs blanchâtres et semi transparents, mais qui n'ont rien de commun avec les perles fines. Dans certains Acéphales, cependant, ces concrétions possèdent des caractères qui permettent de leur attribuer une certaine valeur marchande. Les concrétions contenues dans le rein des Pinnes marines ont, par exemple, une belle couleur rouge[1] et une transparence qui leur donnent une beauté réelle.

Il est donc permis de supposer, jusqu'à plus ample informé, que les perles de rein des Mollusques, quelques qualités qu'elles présentent, ne peuvent être assimilées et ne peuvent être classées au point de vue de la structure, parmi les véritables perles. S'il existe des perles vraies dans le rein ou dans d'autres organes des Mollusques, les faits précédemment exposés permettent de prévoir que ces perles ne sont que secondairement logées dans ces organes et doivent être entourées par un lambeau de l'épithélium externe du manteau.

Il est bon de noter, en effet, qu'au point de vue de la structure, aussi bien que de l'origine, les perles peuvent être légitimement comparées à la nacre et que les couches formatrices de la perle ont la même disposition fondamentale que les couches formatrices de la coquille.

[1] Grâce à l'obligeance de M. Bavay, les membres de la Société Zoologique de France ont pu examiner à loisir quelques concrétions de cette provenance, faisant partie de sa collection particulière.

En mettant complètement à nu des *Haliotis* et en assistant à la régénération de la coquille, j'ai constaté, ainsi que je l'avais noté il y a déjà plusieurs années[1], que l'épithélium externe du manteau pouvait régénérer les diverses assises de la coquille. Cette coquille régénérée de l'*Haliotis* peut utilement nous renseigner sur la structure de la perle et le mode de formation des différentes couches qui la composent.

Tout n'est pas renversé, comme on l'a prétendu, dans la perle comparativement à la nacre, les couches formatrices de la perle sont disposées dans le même ordre que dans une coquille en régénérescence.

La première couche sécrétée par une *Haliotis* mise à nu est molle et jaunâtre et presque uniquement composée de matière organique; ce n'est qu'au-dessous de cette première assise que se disposent les couches nacrées.

De même, la première couche sécrétée autour du parasite est molle jaunâtre, et presque uniquement composée de matière organique, et les assises successives riches en matières minérales ne se forment qu'ensuite.

La différence essentielle entre les deux formations, celle qui donne à la perle ses qualités d'Orient, réside dans l'orientation des couches successives autour d'une circonférence de faible rayon, tandis que les couches de la coquille sont disposées à peu près horizontalement. C'est là une différence essentielle puisqu'elle permet de distinguer à première vue perle fine et nacre, mais c'est une différence qui n'implique nullement ce renversement des couches dont on a parlé.

Il suffit, pour faire une comparaison exacte, de considérer que le noyau de la perle correspond à la face externe de la coquille, et que, précisément, à cause de la disposition des couches concentriques, il faut baser la comparaison non pas sur une perle entière mais sur une perle sectionnée exactement en deux.

[1] *Loc. cit.*, Note à l'Académie des Sciences.

IX

Avenir de la méthode de la trépanaeion des mollusques pour la production artificielle des perles fines.

Si la différence entre la nacre et la perle réside essentiellement dans l'orientation des couches (concentriques dans la perle, à peu près horizontales dans la nacre), cette différence essentielle entre la nacre et les perles s'efface dans les perles rattachées à la coquille et improprement appelées perles de nacre, et les perles, dites véritables perles fines. La distinction scientifique de ces deux productions devient impossible, si l'on ne tient pas compte de caractères secondaires et beaucoup moins constants.

Cela nous explique pourquoi la distinction pratique (faite au point de vue commercial) a si peu de certitude et n'a qu'une valeur très relative.

Pour s'en assurer, il suffit, en effet, d'examiner soigneusement un lot de perles présentées dans le commerce comme de véritables perles fines. L'on reconnaîtra sans peine que quelques-unes au moins de ces perles fines présentent les traces visibles d'un pédoncule qui les reliait à la coquille (d'après l'ancienne définition ces perles seraient donc des perles de nacre).

Que l'on perfore la perle en cet endroit et le caractère distinctif s'efface pour toujours. Combien de magnifiques perles fines de collier sont dans ce cas?

En réalité, au point de vue commercial, la seule distinction faite par les marchands entre les perles est basée sur l'examen des qualités de surface.

On proclame perles fines, les perles dont l'ensemble des qualités de surface se caractérise sous ce mot : l'Orient. On déclare perles de nacre, les perles qui pour une raison quelconque, ne possèdent pas, ou ont perdu, ces qualités de surface.

Il est donc intéressant de voir M. Giard terminer la note que j'ai analysée dans l'historique de la question, en disant :

« Il va sans dire que la distinction établie par beaucoup de zoologistes entre les perles de nacre et les perles fines garde, quoi qu'on en ait dit, toute sa valeur pratique : *cette distinction est basée bien plus sur la nature des nucleus, que sur le processus formateur de perles.* »

D'après cette citation, il faut conclure que M. Giard est persuadé que pour distinguer les perles de nacre des véritables perles fines, il faut les scier en deux : c'est un procédé évidemment très pratique, mais je crains qu'il ne soit pas adopté sans quelque répugnance par les joailliers.

Il ne doit pas être pris plus au sérieux par les zoologistes, car il suffit de se reporter au chapitre où j'ai décrit le stade de l'encapuchonnement pour se convaincre que les demi-perles dites de nacre et les perles dites perles fines peuvent avoir pour nucléus le même parasite et par conséquent présenter le même noyau.

Il semble qu'il n'est pas trop hardi d'en conclure que la distinction entre les perles ne peut pas être basée sur la nature du nucléus et je ne crois pas trop m'avancer en affirmant que le savant professeur aurait beaucoup plus de succès auprès des joailliers et des amateurs de perles en leur soumettant des perles avec un mauvais nucléus, mais présentant toutes les qualités de surface, qu'en offrant des perles sans qualités de surface, mais avec un superbe noyau !

Le procédé de la trépanation, qui consiste à substituer comme point de départ pour la formation de la perle un noyau quelconque au parasite, me paraît donc un procédé très légitime, et, si l'on arrive par ce moyen à faire naître des perles ayant toutes les qualités de surface que présentent les vraies perles fines le problème sera résolu ; peu importe que le noyau soit ou ne soit pas un petit Ver. Si l'on objecte que la composition du noyau ne sera pas la même, je répondrai qu'il faudrait établir tout d'abord que toutes les perles fines ont un noyau de composition identique et que rien n'empêche d'autre

part, en perfectionnant le procédé, de prendre comme point de départ un noyau identique à celui des perles fines [1].

Actuellement, on fait de sérieuses tentatives pour augmenter la production des perles fines. J'ai eu occasion, dans l'exposé de l'historique de la question, de signaler les efforts du professeur Raphaël Dubois pour acclimater les Pintadines sur les côtes de France et pour les infester artificiellement. J'espère que ces essais aboutiront à un résultat utile, mais il ne faut pas oublier que l'infection d'un animal par un parasite ne favorise pas précisément le développement normal du sujet infesté. Il est, par exemple, dans un lot de Moules de Billiers, facile de reconnaître à première vue, et avant l'ouverture de la coquille, les échantillons riches en perles rien qu'à l'aspect irrégulier et anormal de l'Acéphale.

Si donc on cherche à augmenter la production des perles à l'aide d'une infection artificielle, je crois qu'il y aura avantage à tenter, parallèlement à cette expérience, sur les beaux sujets indemnes, la trépanation expérimentale, qui ne lèse en rien les parties essentielles de l'animal et lui conserve toute sa vigueur.

On pourra ainsi juger de l'avenir industriel de l'une et l'autre méthode, et la question se trouvera placée sur un terrain réellement scientifique.

Conclusions

L'étude que j'ai faite dans ce travail de l'origine réelle des perles fines montre que ces dernières sont sécrétées par l'épithélium externe du manteau malgré leur situation dans l'intérieur de cet organe, qui a fait croire à tort qu'elles prenaient naissance dans l'épaisseur même du manteau.

Les perles fines, les perles dites de nacre et la nacre elle-même ont fondamentalement la même origine et représentent une sécrétion de l'épithélium externe du manteau.

[1] Une perle fine de peu de valeur, par exemple, ainsi que l'idée en vient tout naturellement à l'esprit, ou un noyau organique produisant sur l'épithélium les mêmes effets que le parasite.

EXPLICATION DE LA PLANCHE III

FORMATION DES PERLES (STADE DE L'ENCAPUCHONNEMENT)

Lettres communes à toutes les Figures

a c o, acini de la glande génitale mâle.
a c [illegible], acini de la glande génitale femelle.
c, parenchyme conjonctif du manteau.
epi. épithélium externe du manteau.
epi, b, épithélium de la cavité branchiale ou épithélium interne du manteau.
epi, c, épithélium du capuchon.
l, lacune périphérique située autour du capuchon ou du sac de la perle.
n, couche nacrée sécrétée autour du parasite formant le noyau de la perle.
p. parasite.
b r, branchies.
c p, chambre concho-palléale.

FIG. 1 et 2. — Deux coupes photographiées montrant le parasite *p* logé dans un des acini de la glande génitale mâle, au milieu des tissus du manteau.

NOTA. — Le parasite n'est nullement enkysté ainsi que le montrent les restes de la masse génitale *a c o* placés auprès de lui.

FIG. 3. — Stade de l'encapuchonnement, coupe latérale.

FIG. 4, 5 et 6. — Stade de l'encapuchonnement, coupes sagittales et médianes.

NOTA. — Dans ces trois photographies on aperçoit le parasite *p* encapuchonné dans l'épithélium du manteau qui apparaît sous forme d'un trait noir très accusé *epi, c* (épithélium du capuchon) et continu avec *épi* (épithélium externe du manteau).

FIG. 7 et 8. — Perle en voie de formation, coupes sagittales et médianes.

NOTA. — Les deux coupes reproduites en photographie passent par une région peu épaisse du manteau, si bien que la coupe intéresse toute l'épaisseur du manteau et un fragment de la branchie. On distingue en *n* les couches nacrées en partie décalcifiées et entourant le noyau de la perle formée par le parasite *p*.

CONTRIBUTION

A LA CONNAISSANCE DE L'APPAREIL DIGESTIF

DES

ANNÉLIDES POLYCHÈTES

L'ÉPITHÉLIUM INTESTINAL DE LA PECTINAIRE

PAR

LOUIS BRASIL

Préparateur de Zoologie à la Faculté des Sciences de l'Université de Caen,
Sous-Directeur du Laboratoire de Bactériologie du Calvados.

AVANT-PROPOS

Au début de nos recherches, nous ne comptions demander à la Pectinaire que la substance de l'un des chapitres d'un mémoire plus général, consacré à l'étude de l'appareil digestif de la totalité des Annélides polychètes. Mais devant la complexité inattendue offerte par la structure de l'intestin de cette Annélide et devant le nombre de questions que son observation permet d'aborder, nous avons reconnu que la seule monographie du tube digestif de la Pectinaire présentait déjà quelque intérêt, et surtout ce grand avantage de ne pas retarder la publication de résultats que des recherches aussi approfondies sur d'autres types auraient reculée de plusieurs années. Nous avons donc résolu de livrer de suite à l'impression l'ensemble de nos connaissances sur l'intestin de la Pectinaire, en y joignant un certain nombre

de remarques puisées dans l'observation de diverses autres Annélides. En nous aidant des travaux de nos devanciers, grâce aussi aux préparations que nous possédons de la plupart des nombreux types de notre littoral, malgré la restriction de notre sujet, nous avons cependant réussi, il nous semble, à en faire jaillir une définition précise de l'intestin des Polychètes.

La Pectinaire (*Lagis Koreni* Mgr.) est très abondante sur les grèves sablonneuses voisines de l'embouchure de l'Orne, d'une part entre Ouistreham et Lion-sur-Mer, de l'autre entre Sallenelles et Cabourg : dans un article récent, FAUVEL (1903) a fait connaître cette station.

Nous serons très bref sur les méthodes mises en œuvre dans nos recherches : nous n'avons rien innové, nous nous sommes borné à appliquer le plus correctement possible la technique courante.

Nos fixateurs de prédilection ont été le Sublimé acétique, le Formol picro-acétique de Bouin, et surtout le mélange de Flemming ; c'est à ce dernier que nous avons le plus demandé. Les pièces, tronçons d'intestin, ont toujours été fixées, après leur extraction du corps de l'animal, et le plus souvent fendues longitudinalement aussi bien pour favoriser une rapide pénétration du liquide fixateur que pour permettre l'évacuation du contenu intestinal. Ce dernier, en majeure partie composé de grains de sable, cause en effet un grand dommage à l'intégrité des rasoirs et nuit par cela même à la bonne confection des coupes. On peut se débarrasser de ce contenu gênant en laissant jeûner les animaux : j'ai employé ce stratagème, mais il n'est pas suffisant : l'activité cellulaire détournée de son sens normal peut créer des structures presque pathologiques qu'il est bon de comparer avec celles que présentent les animaux fraîchement alimentés.

Avec les fixateurs non osmiqués, les coupes ont été colorées à l'aide des diverses Hématoxylines. Après le Flemming nous avons eu surtout recours aux trois colorations suivantes : Safranine-Carmin d'indigo picrique ; Rouge Magenta-Lichtgrün ; Hématoxyline à l'alun de fer de Heidenhain.

Pour l'étude des Sporozoaires, nous avons tiré un grand avantage de l'emploi de la méthode des frottis due à SIEDLEKI. Les kystes de Grégarines destinés à être débités en séries ont été fixés par le mélange de Bouin, dans lequel l'eau est remplacée par l'alcool à 70°[1].

Avant de terminer cet avant-propos, il me reste un devoir à remplir, celui de remercier tous ceux qui, à un degré quelconque, ont contribué à l'achèvement et à la publication de ce travail. Ce devoir, je l'accomplis de grand cœur.

M. le Professeur JOYEUX-LAFFUIE a droit à toute ma gratitude, je le prie d'en trouver ici une expression sincère. C'est à M. JOYEUX-LAFFUIE que je dois ma situation à l'Université de Caen ; c'est grâce à sa continuelle bienveillance que j'ai pu entreprendre ces recherches, que j'ai toujours eu à ma disposition le temps, le matériel nécessaire et les conseils précieux qui m'ont permis de les poursuivre et de les terminer.

M. le Dr DUBOSCQ m'a appris la technique histologique. Son expérience éclairée, si complaisamment mise à mon service, a su m'éviter bien des tâtonnements ; elle m'a souvent suggéré des interprétations que je cherchais vainement. Si ce travail présente quelque intérêt, on devra en savoir beaucoup de gré à M. DUBOSCQ, je tiens à le déclarer comme je tiens à lui témoigner aussi mon affectueuse reconnaissance.

Je veux remercier également : MM. PRUVOT et RACOVITZA, qui m'ont fait le grand honneur d'ouvrir les Archives de Zoologie expérimentale à ce mémoire et aux notes qui l'ont précédé ; M. P. FAUVEL, Professeur à l'Institut catholique d'Angers, dont j'ai souvent mis à contribution les connaissances taxonomiques ; M. BONNET, bibliothécaire de l'Université de Caen, dont l'aimable obligeance a pu dans bien des cas faciliter mes recherches bibliographiques.

[1] Voici la composition exacte du mélange employé :

Acide picrique.	1 gr.
Acide acétique	10 gr.
Formol (solution aqueuse du commerce). . .	20 gr.
Alcool à 70°.	170 gr.

CHAPITRE I

Historique

Normalement le tube digestif des Annélides polychètes est constitué par la superposition de plusieurs tissus différents : un épithélium interne, des couches musculaires intermédiaires, à l'extérieur l'endothélium péritonéal. Nous nous occuperons principalement de l'épithélium, de sa structure et de son rôle.

L'épithélium intestinal des Annélides est généralement de nature cellulaire. Cette notion n'a pas été établie sans quelque difficulté. Le peu de précision des termes employés dans des travaux relativement anciens comme ceux de LEUCKART (1849), de DE QUATREFAGES (1850), de WILLIAMS (1851) ne nous permet pas de croire que ces auteurs ont reconnu la nature cellulaire du revêtement interne de l'intestin des Polychètes, et nous ne pouvons davantage profiter du vague de leurs descriptions pour leur faire partager l'opinion d'EHLERS (1864-1868) qui admet comme démontrée l'absence d'épithélium cellulaire et veut voir à sa place une couche continue de protoplasme granuleux. A ce principe, il est vrai, et dans l'ouvrage même où il est énoncé, EHLERS cite un certain nombre d'exceptions ; on les trouve en se reportant aux descriptions particulières de quelques espèces de *Phyllodoce*. *Chrysopetalum*, *Eulalia*, *Eunice*, *Nereis*, *Nephthys*, etc. La constance de la cuticule ciliée signalée par de QUATREFAGES (1849, 1850) est affirmée par EHLERS qui attribue aux cils un rôle respiratoire.

Dans l'*Histoire des Annelés*, DE QUATREFAGES (1865) n'expose pas plus nettement que dans ses travaux antérieurs sa compréhension de l'intestin des Polychètes. La couche correspondant à l'épithélium est désignée ici sous le nom de « muqueuse », mais aucun détail n'est donné sur sa structure intime.

C'est à CLAPARÈDE que revient le mérite d'avoir découvert la généralité de la structure cellulaire de l'épithélium intestinal des

Polychètes. Pour le groupe des Sédentaires, le principe est énoncé d'une façon formelle dans son ouvrage posthume (**1873**). Pour les Errantes, un certain nombre d'observations consignées dans ses autres travaux (**1864**, **1868-1870**) viennent nous démontrer que dans bien des cas, Claparède avait reconnu dès ses premières recherches l'exacte structure de leur tube digestif. La présence de cellules dans l'épithélium de l'intestin est annoncée d'une manière particulièrement nette pour les Syllidiens (intestin urinaire) et pour *Polynoe spinifera*.

Dans l'intestin des Sédentaires, Claparède constate la fréquence sur l'épithélium d'une cuticule ciliée ; l'épithélium est constitué par de hautes cellules cylindriques dont les noyaux se tiennent à une hauteur constante ; à la base de ces cellules de nombreux noyaux représentent soit des éléments de remplacement, soit des éléments destinés par leur intercalation entre les cellules épithéliales à permettre l'accroissement en longueur et en diamètre du tube digestif. Chez les Chœtoptériens l'épithélium de la région moyenne de l'intestin moyen serait de nature syncytiale. Des glandes monocellulaires sont décrites dans un grand nombre de types ; je retiendrai en particulier les cellules glandulaires en forme de « larmes bataviques » signalées dans l'œsophage de *Nerine cirratulus*.

Graber (**1873**) revient aux conclusions d'Ehlers : une couche de protoplasme granuleux existe parfois, jamais d'épithélium.

En dehors des renseignements histologiques que j'ai brièvement rapportés, les différents travaux cités ci-dessus fournissent d'amples détails sur la disposition générale de l'intestin chez un très grand nombre d'espèces dont il me paraît inutile de donner ici l'énumération. Une remarque intéressante doit être faite, c'est l'emploi général des expressions *intestin hépatique*, *intestin biliaire*, pour désigner la portion richement colorée de l'intestin. Ces expressions se retrouveront d'ailleurs encore accidentellement dans les travaux qui vont suivre.

De la description des *Sternaspis scutata* donnée par Rietsch

(1882), peu après le travail de VEJDOVSKY (1881) sur le même sujet, il faut mentionner les cils gros et courts du pharynx, la gouttière vibratile de l'estomac, gouttière non signalée par VEJDOVSKY, et la couche basale de petits noyaux.

E. MEYER (1882) considère dans le tube digestif de *Polyophthalmus pictus* en dehors de la bouche et du pharynx, l'œsophage, l'intestin moyen et l'intestin terminal, ce dernier certainement formé par une invagination des téguments dont il présente la structure. Dans la première moitié de l'intestin moyen, on rencontre parmi les cellules vibratiles de très curieux éléments qui s'enfoncent dans les mailles du réseau sanguin intestinal ; le cytoplasme de ces éléments se réduit à une mince couche périphérique contenant latéralement le noyau ; interprétés comme cellules glandulaires, ils ont l'aspect d'une bouteille vide munie d'un long goulot. Dans la seconde moitié de l'intestin moyen, E. MEYER constate la présence de cellules ayant perdu la connexion de la basale ; ce seraient des cellules ayant achevé leur évolution fonctionnelle et prêtes à être rejetées dans la cavité digestive. Les cellules expulsées seraient remplacées par de jeunes éléments issus d'une assise reproductrice basale.

WIRÉN (1885) étudie les organes de la digestion chez les Ampharétiens, les Térébelliens et les Amphicténiens. L'épithélium intestinal est formé de hautes cellules prismatiques à la base desquelles s'observent fréquemment de petits noyaux, éléments de remplacement, d'intercalation ou de soutien. La cuticule s'étend partout ; généralement très mince, elle prend plus d'importance dans l'œsophage et atteint une épaisseur considérable dans l'estomac chitineux des Térébelliens. La double notion d'estomac chitineux et d'estomac glandulaire établie par STEEN (1883) pour *Terebellides Strœmi* est en effet étendue à tous les Térébelliens. WIRÉN démontre que la cuticule de l'estomac chitineux de ces Annélides est réellement formée par de la chitine. Sauf dans l'estomac chitineux la présence de cils est générale et l'aspect strié de la cuticule est due à la perforation de cette membrane par les cils. L'estomac glandulaire qui constitue la plus

grande partie de l'intestin joue un rôle sécrétoire très important. La nature de la sécrétion doit être digestive. De ci, de là, en général dans l'œsophage, quelquefois dans l'estomac, des cellules glandulaires sont définies comme « Becherzellen ». Chez *Terebellides Strœmi* en particulier, de grosses cellules intraépithéliales paraissent devoir être déterminées comme cellules muqueuses et non comme Grégarines. L'estomac chitineux des Térébelliens est dépourvu d'éléments glandulaires.

Dans un second mémoire, Wirén (1887) donne une excellente description du tube digestif de quelques Annélides limicoles et en particulier de celui d'*Arenicola marina*. Nous en détachons les observations suivantes. Dans *Arenicola*, l'œsophage n'est pas cilié, il est recouvert d'une épaisse cuticule. Les cœcums également non ciliés sécrètent un liquide vraisemblablement appelé à jouer un rôle actif dans la digestion. Au contraire, chez *Eumenia*, *Scalibregma*, *Ammotrypane*, l'épithélium des cœcums, incolore, dépourvu de cils, ne présentant aucun élément spécialisé, doit produire, non un liquide digestif, mais bien un suc destiné à atténuer les frottements contre les parois du tube intestinal des particules solides ingérées. L'estomac d'*Arenicola* est uniformément cilié : les cellules, vivement colorées, peuvent contenir des grains isolés ou groupés en amas, des gouttelettes jaunes ou vertes : d'autres cellules, sans noyau distinct renferment un grand corps opaque, d'aspect granuleux, absorbant avidement les colorants. Chez *Ammotrypane* des cellules caliciformes sont signalées. Bien qu'on n'observe pas en place de cellules en dégénérescence, le liquide muqueux stomacal est vraisemblablement formé par la fonte d'éléments épithéliaux déchus ; il en contient d'ailleurs d'abondants débris. Il y a donc une rapide destruction des parois et par suite, formation inévitable de nouvelles cellules. Quelques cellules basales interprétées comme cellules de remplacement se trouvent bien çà et là, mais elles sont en petit nombre. Wirén attribue aux cellules cylindriques adultes le pouvoir de se diviser longitudinalement suivant un plan passant par

leur grand axe : cette hypothèse se fonde sur la présence d'éléments réunis en faisceaux, de même hauteur que les éléments voisins, mais beaucoup plus étroits, et possédant un cytoplasme d'aspect différent.

Chez *Polygordius*, FRAIPONT (1887) montre les cellules de l'épithélium intestinal recouvertes d'un plateau canaliculé, perforé par de fins et longs cils. Dans l'œsophage, des noyaux de remplacement occupent la partie profonde de l'épithélium.

Deux mémoires de JOURDAN portent l'un sur *Siphonostoma diplochaetos* (1887), l'autre sur deux espèces du genre *Eunice* (1887 *a*).

Chez *Siphonostoma*, l'œsophage est cilié et dépourvu d'éléments glandulaires, tandis que l'estomac, dont le rôle sécrétoire est évident est dénué de revêtement ciliaire. Le cœcum gastro-œsophagien verse dans l'estomac le produit de la sécrétion de son épithélium. L'intestin terminal est pourvu d'une gouttière vibratile à grands cils. Dans l'estomac, JOURDAN signale la présence de petits éléments généralement groupés en amas, absorbant vivement les colorants nucléaires ; ce seraient des éléments jeunes, non évolués, dont le cytoplasme n'aurait pas acquis les caractères de celui des éléments adultes.

Dans *Eunice*, l'épithélium intestinal cilié et transparent dans les régions extrêmes du corps, se montre au contraire dépourvu de cils et bourré de granulations brunes dans la région moyenne.

EISIG (1887) dans son importante monographie des Capitellides du Golfe de Naples décrit longuement le tube digestif de *Notomastus* et se borne à relever ensuite les particularités offertes par les autres genres du groupe. Nous n'avons pas eu de Capitellides à notre disposition. Nous devons donc être très prudent dans nos observations, cependant nous ne pouvons nous empêcher de faire remarquer que dans le grand nombre de faits signalés, il en est quelques-uns qui semblent résulter d'une fixation défectueuse du matériel étudié. L'examen des figures corrobore d'ailleurs une telle supposition.

Parmi les points qui nous paraissent devoir être soumis à de nou-

velles observations, nous noterons particulièrement l'absence presque générale de membrane chez les éléments de l'épithélium, la forme si anormale des noyaux décrits comme pourvus d'un long appendice filiforme, enfin la présence chez *Capitella* de cils sur la face de l'intestin regardant la cavité générale, cils perforant le péritoine. Ces réserves faites, il y a lieu d'extraire du volumineux mémoire d'Eisig un certain nombre d'observations extrêmement remarquables. Le « Nebendarm », véritable siphon intestinal en rapport à son extrémité postérieure avec une gouttière hautement ciliée qui semble le continuer, se retrouve chez tous les Capitellides. Ce serait un organe destiné à éviter à l'estomac en fonction digestive le passage de l'eau nécessaire à une respiration par voie intestinale. Sous le nom de diverticules cellulaires lymphathiques, Eisig décrit des prolongements cellulaires centrifuges de l'épithélium intestinal ; ces prolongements refoulant le péritoine, le perforant même parfois, font saillie dans la cavité péri-viscérale : ils serviraient à verser dans l'hémolymphe le produit utile de la transformation des aliments par les sécrétions intestinales. Au contact de certains noyaux, la présence de sphérules claires, homogènes, indifférentes aux colorants, est notée, ce sont des vacuoles. Les cellules intestinales contiennent, par contre, trois sortes d'inclusions, les deux premières représentent la sécrétion active du tube digestif, la troisième des produits d'excrétion. Des cellules basales dites de soutien ou de remplacement, des cellules plurinucléées sont signalées. Également sont décrits dans l'œsophage et dans l'intestin abdominal des agrégats de cellules qui n'ont pu naître que par bourgeonnement. Enfin, Eisig fait connaître les remarquables phénomènes d'histolyse, qui, au moment de la maturité sexuelle chez *Notomastus lineatus*, intéressent en diverses régions l'intestin abdominal principal et son canal accessoire.

Suivant Brunotte (1888), le tube digestif de *Branchiomma vesiculosum* ne peut être divisé en régions. D'un bout à l'autre, l'épithélium présente la même structure : ce sont partout de hautes cellules cylindriques ciliées dont aucune ne se différencie en élément sécré-

teur. Ces glandes figurées par Claparède (1873) ne sont autre chose que l'image d'un repli épithélial coupé obliquement.

L'épithélium de la région moyenne de l'intestin du Chétoptère ne présente pas l'aspect désordonné que Claparède (1873) lui prête. Joyeux-Laffuie (1890) nous le montre au contraire très régulièrement constitué par des cellules prismatiques, que leur contenu renferme ou non ces granulations verdâtres qui donnent au tube digestif du Chétoptère sa riche coloration. Les cellules à granulations verdâtres sont dites « cellules biliaires » ; elles sont surtout abondantes dans la région moyenne de l'intestin dont tous les éléments sont ciliés. Les lacunes que l'épithélium présente de place en place semblent correspondre à des cellules qui, arrivées au terme de leur croissance, se sont vidées. Des amas de petits éléments sont sans doute des foyers de multiplication cellulaire.

Chez les Annélides tubicoles qu'il a étudiées, Soulier (1891) signale la présence d'éléments glandulaires muqueux dans l'épithélium de la région antérieure de l'œsophage et de la partie terminale de l'intestin au voisinage de l'anus. De très fines granulations jaunes incluses dans le cytoplasme des cellules intestinales sont considérées comme « des particules alimentaires ayant pénétré dans les éléments épithéliaux ». Ces granulations sont plus abondantes dans l'intestin abdominal qui, d'autre part, retient en plus grande quantité le carmin ajouté à l'eau des aquariums qui contiennent les Annélides. La région thoracique serait chargée de la sécrétion des sucs digestifs, la région abdominale, de l'absorption des aliments rendus assimilables. Des cellules de remplacement « de forme conjonctive » existent à la base de l'épithélium.

A l'exemple de Claparède (1868), Malaquin (1893) distingue chez les Syllidiens l'intestin glandulaire (régions antérieure et moyenne) et l'intestin rectal ou urinaire (région postérieure).

Dans l'intestin glandulaire, plus ou moins richement cilié suivant les types, les cellules épithéliales contiennent de grosses boules que l'acide osmique teinte en noir intense. Ces boules s'accroissent et

finissent par distendre et crever les cellules : elles tombent dans la cavité intestinale. Là, elles agiraient sur les aliments, les rendraient assimilables en même temps qu'elles donneraient naissance à des excreta, petites concrétions ou sphérules réfringentes. Chez *Eusyllis*, ces concrétions se forment à la surface des boules de sécrétion : dans leur intérieur, chez *Syllis*, *Autolytus*, *Ambliosyllis*. Parvenues dans l'intestin postérieur, les boules de sécrétion se dissocient et les concrétions sont mises en liberté ; elles occupent deux sillons latéraux formés par des replis de la paroi épithéliale. Malaquin démontre la nature urinaire de ces concrétions. L'épithélium de l'intestin postérieur est toujours transparent et richement cilié : il n'est pas sécréteur. Son rôle consisterait dans l'absorption des substances utiles de la digestion : seul, il se colore fortement chez les Syllidiens conservés vivants dans l'eau de mer additionnée de fuchsine acide, de carmin ammoniacal, de carmin d'indigo ou de tournesol.

S. Pereyaslawzewa (1896) découvre chez *Nerilla antennata* la surprenante participation de l'épithélium intestinal à la genèse des éléments reproducteurs. Des cellules épithéliales de l'intestin quitteraient l'alignement de leurs voisines pour se loger « entre la paroi épithéliale de l'intestin et son enveloppe cellulaire externe » et devenir indépendantes. Ces cellules émigrées donneraient naissance à des spermatozoïdes et à des œufs, et de la sorte se constitueraient des testicules et des ovaires. S. Pereyaslawzewa constate l'absence de sang et de liquide périvisceral chez *Nerilla* : cette double absence, et le fait que les ovaires resteraient en communication avec l'intestin dont les cellules s'hypertrophient au voisinage des œufs, amènent cette hypothèse que les œufs doivent emprunter à l'épithélium intestinal les sucs nutritifs nécessaires à leur développement.

D'après Gravier (1896), chez les Phyllodociens toutes les cellules de l'intestin antérieur sont glandulaires ; nulle part elles ne seraient limitées du côté externe par une membrane distincte. L'intestin antérieur est le siège des phénomènes actifs de la digestion. L'intestin postérieur qui lui fait suite joue sans doute un rôle excréteur comme

paraissent l'indiquer les granulations réfringentes qui s'observent dans ses parois.

FAUVEL (1897) étudie les Ampharétiens. Chez *Ampharete Grubei*, l'épithélium de l'œsophage constitué par de hautes cellules ciliées avec une couche profonde d'éléments de remplacement, ne contiendrait pas de cellules glandulaires : « des éléments que l'on pourrait être tenté de prendre pour des cellules glandulaires » sont interprétés et figurés comme Grégarines. L'estomac n'est pas cilié à l'exception d'une gouttière longitudinale propre à tous les Ampharétiens. De petits éléments de remplacement et des amas de noyaux « tels que JOURDAN en a décrit chez le *Siphonostoma* » existent çà et là à la base de l'épithélium. L'épithélium de l'estomac est surtout sécréteur; le produit de son activité se présente sous la forme de boules réfringentes de nature graisseuse ou huileuse. L'épithélium de l'intestin postérieur est cilié; ses cellules contiennent de nombreuses granulations jaunes très réfringentes asssimilées à du matériel d'excrétion. « La région postérieure de l'intestin joue un rôle urinaire.. .. la région moyenne joue le rôle absorbant et la région antérieure de l'estomac le rôle sécréteur des ferments digestifs. »

CAULLERY et MESNIL attribuent à l'intestin des Levinséniens (**1898** *b*) une participation active aux phénomènes de l'excrétion. Chez *Dodecaceria concharum*, (**1898** *a*), les mêmes auteurs signalent dans l'intestin la présence d'une gouttière ciliée considérée comme homologue de l'intestin accessoire des Capitellides; les dépôts concrétionnés observés dans l'intestin terminal paraissent indiquer que cette région joue un rôle *urinaire;* des phénomènes de dégénérescence histolytique intéressant l'intestin accompagnent chez *Dodecaceria* la maturation des produits sexuels.

L'épithélium intestinal des Aphroditiens, selon DARBOUX (**1899**), est constitué par des cellules cylindriques bourrées de sphérules huileuses. Le rectum est cilié; dans certains cas il semble posséder une fonction excrétrice qui le rapproche de l'intestin urinaire des Syllidiens (gros amas jaunâtres observés une fois dans l'épithé-

lium rectal de *Lepidonotus clava* Mont.). Dans les cœcums, trois sortes de cellules sont décrites : 1° de petites cellules indifférenciées pouvant évoluer vers l'une ou l'autre des deux autres catégories; 2° des cellules excrétrices caractérisées par leur noyau basal, leur cytoplasme vacuolisé avec inclusion de concrétions jaunes ou brunâtres : 3° des cellules sécrétrices dépourvues de vacuoles et contenant une grande quantité de gouttelettes hyalines présentant les réactions des ferments vis-à-vis des colorants. Chez *Aphrodite aculeata* L. les cœcums jouent le rôle de rein à indigo-carmin excrétant l'acide urique ou des urates et d'organe sécréteur d'enzymes protéolytiques.

En même temps que Darboux, Setti (**1900**) étudie l'appareil digestif d'*Aphrodite*. De la description due à ce dernier il faut retenir les groupes de cellules glandulaires observés dans l'œsophage, et les grandes cellules piriformes à grains zymogènes de cœcums. De plus, contrairement à l'opinion de Darboux, Setti constate la pénétration des substances alimentaires à l'intérieur des cœcums.

Attems (**1902**) voit se colorer sous la surface ciliée de chaque cellule épithéliale de l'intestin moyen de *Scololepis fuliginosa* Clap. une bande rectangulaire n'atteignant pas les parois latérales. Dans les cellules plus richement ciliées de la gouttière ventrale signalée par l'auteur, cette bande transversale s'étire en un long et étroit triangle dont le sommet se place dans le voisinage du noyau. Nous verrons que ces taches homogènes doivent être interprétées comme des faisceaux de racines ciliaires fixées d'une façon défectueuse.

Dans une première note (**1902**), j'ai donné quelques renseignements sur la morphologie générale du tube digestif de *Lagis Koreni* Mgr. et j'ai indiqué le processus de la rénovation épithéliale qui s'y observe.

Dans une seconde note (**1903**), j'ai fait connaître la nature de la sécrétion des cœcums qui s'ouvrent à l'origine de l'intestin cilié d'*Arenicola marina* L. et j'ai mis en relief la participation que prend le noyau à cette sécrétion.

Dans ses *Recherches sur les Épithéliums*, Vignon (1902) étudie la cuticule des mêmes cæcums et communique diverses observations sur la structure histologique de ces organes.

CHAPITRE II

Description anatomique et histologique de l'intestin de la Pectinaire.

Dans la description du tube digestif des Annélides polychètes adultes, une grande difficulté réside dans le choix des termes qui serviront à désigner les diverses régions à considérer. La lecture de la plupart des travaux relatifs à ces animaux montre la confusion qui existe à cet égard. Les expressions œsophage, rectum, intestin antérieur, intestin postérieur, sont employées sans définition précise et sans le moindre souci de l'origine embryonnaire des segments intestinaux qu'elles prétendent désigner. On trouvera un exemple typique d'une telle indifférence dans la monographie d'une des grandes familles de Polychètes, monographie parue au cours des dix dernières années, où l'on voit le tube digestif divisé en trompe, intestin antérieur et intestin postérieur sans qu'il soit fait mention de la présence d'un intestin moyen. Evidemment, l'auteur de cette monographie n'a accordé aucune signification ontogénétique à ses expressions : les rapports réciproques des régions distinguées sont seuls visés. Malgré cela, une telle pratique est condamnable en ce qu'elle jette la confusion dans la littérature de l'intestin des Annélides et rend fort difficile, sinon quelquefois tout à fait impossible, la comparaison des différents types entre eux.

L'uniformité serait rétablie dans les descriptions si les auteurs s'assujettissaient à réserver aux dérivés de l'invagination ectodermique antérieure les noms de pharynx, d'œsophage ou d'intestin antérieur, ceux de rectum ou d'intestin postérieur aux formations émanées de l'invagination proctodéale.

Il est bien difficile, il est vrai, de tirer des travaux si peu concordants des embryologistes une règle générale sur la valeur des invaginations ectodermiques qui donnent naissance aux segments extrêmes de l'intestin. Ne voyons-nous pas, par exemple, SALENSKY (1882-1887) conclure de ses observations personnelles que chez *Psygmobranchus* et *Aricia* les portions antérieure et postérieure du tube digestif dérivent de l'entoderme, que l'œsophage de *Pileolaria* a une origine ectodermique, que chez *Terebella* enfin l'ectoderme et l'entoderme concourent à la formation de l'œsophage. La destinée du blastopore est-elle mieux connue? Je cite d'après SOULIER (1901) : pour SALENSKY, le blastopore ne donne ni la bouche, ni l'anus ; d'après STOSSICH, il forme uniquement l'anus : selon DRASCHE et HATSCHECK, la bouche seule prend naissance à ses dépens ; d'après CONN et WILSON, les deux orifices du tube digestif dérivent de la bouche primitive. SOULIER est de ce dernier avis.

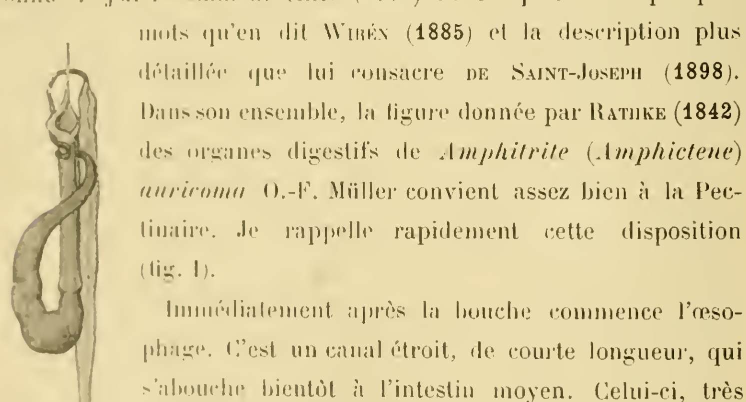
Si l'invagination stomodéale est admise par les embryologistes qui discutent seulement sur son importance, il n'en est pas de même du proctodæum. L'absence de proctodæum a été, en effet, proclamée pour plusieurs Annélides et ce caractère négatif a même été mis en avant pour rapprocher les Annélides des Mollusques où dans le plus grand nombre des cas l'anus se formerait par la fusion directe de l'intestin moyen avec la surface du corps. Mais d'autre part, KOWALEWSKI (1871), HATSCHEK (1878), SOULIER (1901), tout en constatant son faible développement, ont reconnu la présence d'une invagination ectodermique postérieure, et EISIG (1899), par la découverte du proctodæum éphémère des Capitellides, a suggéré une explication plausible de l'absence, en ce cas simplement apparente, de cette invagination chez certaines Annélides et chez la plupart des Mollusques.

On le voit, nos connaissances sur le développement de l'intestin des Annélides sont loin d'être absolues. Elles n'apportent qu'une faible clarté aux observateurs qui étudient les animaux adultes. Le fait que chez ces derniers, l'épithélium intestinal d'origine ectodermique le plus souvent ne se distingue pas de celui qui dérive de l'entoderme,

nécessite, en l'absence de toute règle générale, l'observation du développement dans chaque cas particulier. La limite entre l'intestin antérieur et l'intestin moyen ne saurait être tracée autrement avec certitude. La délimitation de l'intestin postérieur est moins importante : toujours très réduit, ce dernier semble se restreindre à l'anus et à un très court segment du tube digestif. Je n'ai pas suivi le développement de *Lagis Koreni*, cependant, je désigne comme œsophage toute une région du tube digestif qui, je pense, représente l'intestin antérieur. Les caractères différentiels existant entre l'épithélium de cet intestin antérieur présumé et celui qui appartient incontestablement à l'intestin moyen poussent à une telle assimilation, sans donner toutefois la preuve absolue de son exactitude. Dans l'état de nos connaissances, l'étude de la genèse de l'intestin renseignerait seule, je le répète, sur la valeur de cette assimilation.

.
. .

La disposition générale du tube digestif de *Lagis Koreni* est connue : j'ai récemment tenté (1902) de compléter les quelques mots qu'en dit WIRÉN (1885) et la description plus détaillée que lui consacre DE SAINT-JOSEPH (1898). Dans son ensemble, la figure donnée par RATHKE (1842) des organes digestifs de *Amphitrite* (*Amphictene*) *auricoma* O.-F. Müller convient assez bien à la Pectinaire. Je rappelle rapidement cette disposition (fig. 1).



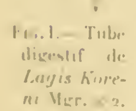


FIG. 1. — Tube digestif de *Lagis Koreni* Mgr. × 2.

Immédiatement après la bouche commence l'œsophage. C'est un canal étroit, de courte longueur, qui s'abouche bientôt à l'intestin moyen. Celui-ci, très développé, descend d'abord jusqu'au fond de la cavité thoracique, remonte ensuite parallèlement à son premier parcours jusqu'à la hauteur de l'œsophage pour redescendre enfin directement presque vers l'extrémité de la scaphe où l'intestin postérieur lui succède. Ce dernier, très court, conduit bientôt à l'anus qui est terminal.

L'ŒSOPHAGE

L'œsophage se présente sous la forme d'un canal étroit, incolore, de section extérieure assez régulièrement circulaire. Il s'élargit un peu à son extrémité inférieure pour se raccorder à l'intestin moyen.

L'épithélium que constitue la surface interne de l'œsophage se plisse en crêtes longitudinales de peu de hauteur et de disposition assez irrégulière (fig. II).

Toutes les cellules qui composent cet épithélium paraissent de même valeur (pl. IV, fig. 1). Ce sont des éléments de taille sensiblement constante occupant toute la hauteur de la tunique. La membrane cellulaire est partout très apparente. Sur le bord libre une brosse s'intercale entre une rangée de granulations basilaires accentuées et un dense revêtement de cils fins et allongés. Un large cône de racines ciliaires occupe la majeure partie de l'espace laissé libre par le noyau au niveau duquel le sommet de ce cône se place. Le cytoplasme est homogène ; aucune inclusion remarquable ne s'y observe. Les noyaux en général tous au même stade, le plus durable sans doute, sont de forme ovale. Ils sont situés vers le milieu de la hauteur des cellules dans une position latérale que nécessite la présence des cônes radiculaires. La chromatine est divisée en un grand nombre de grains de tailles diverses répartis irrégulièrement dans tout le noyau. Les nucléoles font défaut ou sont de peu d'importance : ils ne présentent pas les phénomènes observés dans les éléments sécréteurs.

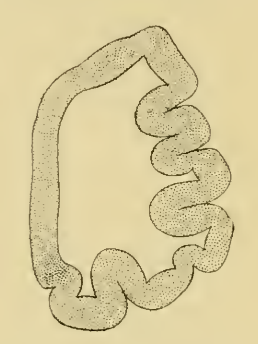


Fig. II. — Coupe de l'œsophage de *Lagis Koreni* Mgr. × 110.

Au contact de la lumière du canal s'observent quelquefois des éléments en division indirecte, mais le fait est rare. Egalement rares sont les exemples de dégénérescence nucléaire. Quelques noyaux en pycnose montrent cependant la voie suivie dans la déchéance cellulaire. Aucune expulsion cellulaire totale ne se rencontre à ce niveau.

Les caractères de l'œsophage, tels que je viens de les définir, montrent la faible participation de cette région de l'intestin aux phénomènes intimes de la digestion. Son rôle consiste, semble-t-il, à servir simplement de voie de communication entre l'extérieur et l'intestin moyen. L'activité serait uniquement concentrée dans le fonctionnement de l'appareil ciliaire dont nous avons d'ailleurs noté le grand développement.

L'absence de phénomènes sécrétoires a pour corollaire la longévité cellulaire. Cette longévité se traduit ici par l'apparence uniforme des cellules presque toutes au même stade de leur évolution : cette longévité se traduit aussi par la rareté des éléments en division.

Ce sont à la fois les caractères propres de la région maintenant connue — caractères qui correspondent bien à ce qu'on doit s'attendre à rencontrer dans un œsophage — et le contraste si vif qu'ils forment avec ceux de la suite du tube digestif qui m'ont engagé à considérer cette région comme représentant l'intestin antérieur. Mais, encore une fois, la correction de l'interprétation que je propose ne sera bien établie que par la connaissance précise de la participation de l'ectoderme à la genèse des organes digestifs.

L'INTESTIN MOYEN.

L'aspect extérieur aussi bien que la structure interne permet de diviser en trois sections l'intestin moyen de la Pectinaire. Ces trois sections coïncident d'ailleurs précisément avec celles que déterminent les deux brusques coudures du tube digestif dans la cavité thoracique.

La division de l'intestin moyen en trois sections correspondant chacun à l'une des traversées de la cavité thoracique, division que j'adopte pour la commodité de l'exposition, n'est donc pas *à priori* dépourvue de tout sens. Nous verrons qu'elle répond à des changements radicaux de structure.

Première section de l'intestin moyen.

Ainsi que je l'ai dit, la première section de l'intestin moyen s'étend en ligne droite depuis l'extrémité de l'œsophage jusqu'au fond de la

cavité thoracique. Elle apparaît régulièrement cylindrique et de diamètre beaucoup plus considérable que l'œsophage[1].

A cette augmentation de diamètre ne correspond pas une augmentation proportionnelle du volume de la cavité intestinale. Celle-ci est en effet en grande partie occupée par un vaste repli dû à une invagination longitudinale de la paroi. Cette invagination se fait sur la face ventrale de l'intestin et se traduit à l'extérieur par la présence d'une ligne de couleur plus claire que le reste de l'organe. J'ai comparé ce repli à un typhlosolis. Il occupe une position diamétralement opposée au typhlosolis des Oligochètes.

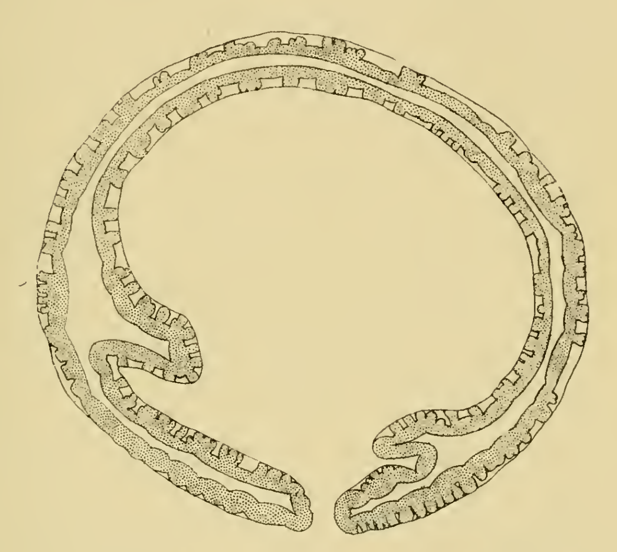


Fig. III. — Coupe de l'intestin moyen de *Lagis Koreni* Mgr. dans la région des diverticules cellulaires épithéliaux. × 90.

Ce repli existe dans toute la longueur de l'intestin avec une importance variable, l'œsophage seul en est totalement dépourvu : très développé dans la première section de l'intestin moyen (fig. III), il donne schématiquement à cette région l'apparence de deux cylindres emboîtés l'un dans l'autre et tangents suivant une génératrice. A vrai dire les choses ne se passent pas aussi simplement. Si la section du contour enveloppant se montre assez régulièrement circulaire, celle du contour enveloppé est

[1] On désigne souvent sous le nom d'estomac la portion élargie de l'intestin moyen des Tubicoles. C'est là une pratique peu recommandable. Les Annélides en effet ne présentent pas de phénomènes digestifs assimilables à une digestion stomacale.

en général creusée de deux encoches plus ou moins profondes disposées d'une façon sensiblement symétrique de chaque côté du point d'invagination.

La structure histologique n'est pas uniforme d'une extrémité à l'autre de la première section de l'intestin moyen. On peut au contraire y distinguer trois régions parfaitement caractérisées et que je distinguerai par les particularités qui permettent de les reconnaître au premier coup d'œil. En s'éloignant de l'œsophage on rencontrera successivement les trois divisions suivantes :

a. Région des glandes claviformes ;

b. Région des diverticules cellulaires épithéliaux ;

c. Région des cellules à racines ciliaires divergentes.

a. Région des glandes claviformes. — Les caractères de cette région ont ceci de particulièrement intéressant, c'est de pouvoir être retrouvés sans modifications fondamentales chez un grand nombre de Polychètes particulièrement chez les Sédentaires : nous en donnerons ultérieurement des exemples.

Chez *Lagis Koreni*, l'épithélium de la région antérieure de la première section de l'intestin moyen est constitué par de hautes cellules très étroites dont on peut distinguer deux types : des cellules cylindriques ciliées, des cellules claviformes dépourvues de revêtement pariétal, brosse ou cils (pl. IV, fig. 2).

Examinons d'abord les cellules ciliées. Elles sont plus nombreuses que les cellules claviformes. Ce sont des éléments étroits, occupant toute la hauteur de l'épithélium et présentant sur tout leur parcours une largeur sensiblement constante. Leur forme un peu contournée fait que, le plus souvent, on ne les trouve pas entières sur les coupes où elles paraissent irrégulières d'aspect et de dimension.

Les cils sont longs, plus massifs que ceux de l'œsophage ; leur extrémité ne se termine pas en pointe effilée comme chez ces derniers, mais paraît au contraire être coupée carrément. Après fixation au mélange de Flemming, ils abandonnent plus lentement la

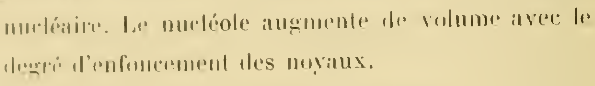
safranine que les cils des autres régions. Sur des préparations où la différenciation du noyau et du cytoplasme est bien obtenue, ils sont encore très colorés. Cette propriété chromatique des cils se retrouve dans toute la partie antérieure de l'intestin de la Pectinaire, et dans la même région chez beaucoup d'autres Polychètes. Elle est partilièrement remarquable chez *Nerine cirratulus*. Chez cette dernière Annélide, la région occupée par les cils chromophiles correspond exactement à celle que nous étudions en ce moment chez la Pectinaire : on y rencontre en effet, au milieu de cellules ciliées, de nombreux éléments analogues aux éléments claviformes que nous allons décrire. Claparède (1873) les a observés et a fait mention de leur forme en « larmes bataviques ». Leur affinité pour les colorants basiques n'est pas le seul caractère commun des cils des régions antérieures de l'intestin moyen de *Nerine cirratulus* et de *Lagis Koreni*, ils ont aussi le même aspect massif, plus accentué d'ailleurs chez *Nerine* que chez *Lagis*. Chez *Nerine* ce sont en effet de véritables bâtonnets, terminés carrément à leur extrémité. Je rappelle que Rietsch (1882) a décrit dans l'intestin antérieur de *Sternaspis scutata* des cils gros et courts : le rapprochement paraît s'imposer.

Je reviens à la Pectinaire. Les cellules ciliées de la région que nous étudions en ce moment, comme d'ailleurs toutes les cellules ciliées de l'intestin, sont munies d'une bordure en brosse. Elle est ici soulignée par une rangée de granulations basilaires. J'ai quelquefois observé, mais très rarement, la présence d'une seconde rangée de granulations placées alors à la surface supérieure de brosse, à la base même des cils. Ces secondes granulations sont toujours beaucoup moins apparentes que les granulations basilaires et leur inconstance me fait même douter de leur réalité ; il n'y a peut-être là qu'un empâtement dû à un défaut de technique.

A l'intérieur de chaque cellule ciliée existe un cône très court mais très apparent de fibrilles radiculaires. Les dimensions de ces cônes semblent devoir leur réduction à la situation voisine de la surface

des noyaux, et à l'étroitesse des éléments dont les noyaux occupent presque toute la largeur.

Les noyaux des cellules ciliées sont tous dans la moitié supérieure de l'épithélium dans une position plus ou moins rapprochée de la bordure en brosse, ainsi que je viens de le dire. Ils sont ovales, souvent même très allongés en raison de l'étirement des éléments qui les contiennent. Les noyaux les plus superficiels montrent une répartition plus régulière de la chromatine. Celle-ci, dans les noyaux relativement profonds, semble se rassembler sur la membrane



nucléaire. Le nucléole augmente de volume avec le degré d'enfoncement des noyaux.

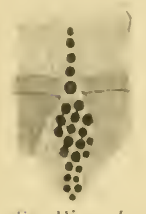


Fig. IV. — *Lagis koreni* Mgr. Orifice d'une cellule claviforme. Émission de la sécrétion. Flemming : Hématoxyline de Heidenhain. × 850.

Les cellules claviformes qui existent à côté des cellules ciliées présentent tous les caractères des éléments glandulaires en activité sécrétoire. Comme leur nom l'indique, elles sont en forme de massue. Très renflées contre la basale, elles diminuent progressivement de volume jusqu'à la surface libre de l'épithélium où elles présentent cependant une petite dilatation ovoïde. La bordure en brosse s'interrompt au contact de ces éléments et lorsque la coupe est favorable on peut constater qu'ils s'ouvrent dans la cavité intestinale pour y déverser leur contenu. La figure IV montre la sécrétion s'écoulant entre les cils.

Le cytoplasme des cellules claviformes présente des aspects différents suivant le degré d'évolution du matériel sécrétoire. Dans les cellules qui n'expulsent pas encore leur contenu, le cytoplasme est bourré de petites sphérules d'origine nucléaire. Si l'élaboration est plus avancée, le cytoplasme granuleux vers la basale se résout à l'extrémité opposée en un réseau à fines mailles présentant des affinités énergiques pour la safranine, le vert de méthyle et le violet de gentiane après fixation au mélange de Flemming. La laque ferrique teint en noir intense le contenu des alvéoles, c'est-à-dire la sécrétion. Les mélanges osmiqués laissent celle-ci indifférente.

Les noyaux sont dans la partie profonde, là où les cellules sont renflées ; ils descendent à mesure que s'avance l'évolution de l'acte sécrétoire. On les voit émettre dans le cytoplasme d'abord une quantité de petites sphérules, en même temps que leur chromatine diminue. Celle-ci est appliquée sur la membrane nucléaire d'une part, sur la nucléole de l'autre, membrane et nucléole étant reliées par une irradiation de fins tractus. Le noyau parvenu vers la base de l'épithélium rejette encore dans le cytoplasme quelques grosses balles d'origine nucléolaire probable. Il est alors réduit à un gros nucléole légèrement basophile et à une membrane encroutée de chromatine.

En plus des cellules ciliées et des cellules claviformes, l'épithélium qui nous occupe actuellement contient une grande quantité d'éléments dont l'aspect dénote un terme avancé de dégénérescence. J'ai dessiné les principales apparences qu'offrent ces éléments. On y retrouvera les différentes variétés de dégénérescence par karyorhexis et par pycnose que Schmaus et Albrecht (**1895**) ont décrites.

Ces éléments en dégénérescence sont constitués par une petite masse de cytoplasme granuleux densément contracté autour du noyau ou de ses débris. La chromatine peut être rassemblée en un seul bloc qui représente alors tout le noyau (pl IV, fig. 3). Elle peut aussi se condenser en un petit nombre de sphérules de tailles inégales incluses dans le noyau dont le fond prend alors une teinte claire uniforme et dont la membrane disparaît (pl. IV, fig. 4). Dans d'autres cas, et ce sont les plus nombreux, la chromatine se porte sur la membrane qui s'épaissit et sur laquelle elle forme deux ou trois larges croûtelles (pl. IV, fig. 7). Par bourgeonnement et jusqu'à épuisement complet de la chromatine et disparition totale de la membrane, ces croûtelles émettent dans le cytoplasme de grosses balles chromatiques (pl. IV, fig. 7). Le noyau est encore ici de teinte pâle uniforme. Il s'atrophie lui-même peu à peu en se fragmentant en sphérules (pl. IV, fig. 6). Ces dernières sphérules se distinguent des balles chromatiques par leur faible affinité pour les colorants basiques. En

dernière analyse, sphérules et balles se dissolvent dans le cyloplasme qui se réduit lui-même à une petite sphère colorable.

Que représentent ces éléments déchus? des Sporozoaires en dégénérescence : ils sont bien nombreux, surtout si l'on sait que malgré la grande quantité de Pectinaires examinées je n'ai jamais rencontré de parasites intra-épithéliaux dans cette région du tube digestif.

Il est vrai que *Lagis Koreni* héberge une Monocystidée cœlomique dont les kystes ont été découverts par DE SAINT-JOSEPH (1898), *Urospora Lagidis* et qui est remarquablement abondante dans les Pectinaires du littoral normand. Le cycle évolutif de cette Grégarine n'est pas entièrement connu, mais on peut imaginer que l'infection se fait par voie intestinale et que les sporozoïtes mis en liberté dès le contact des spores avec le suc digestif traversent immédiatement l'épithélium. C'est ce qui a lieu chez le Grillon pour *Diplocystis major* : LÉGER et DUBOSCQ (1900, 1902 *b*) l'ont établi et CUÉNOT (1901) l'admet. Les éléments en dégénérescence que nous observons pourraient n'être alors autre chose que des individus n'ayant pu accomplir pour une cause qui nous échappe leur migration totale et qui ont été frappés d'une mort inévitable dans un milieu ne présentant pas les conditions nécessaires à leur évolution complète. (CUÉNOT 1901). LÉGER et DUBOSCQ (1902 *b*) ont signalé de semblables accidents pour *Diplocystis major*. Le mode de dégénérescence serait alors différent.

Cette interprétation qui paraît très admissible n'est cependant que difficilement acceptable.

J'ai de bonnes raisons de penser que l'infection ne se fait qu'à un moment déterminé de l'année. Or les éléments en dégénérescence sont d'observation constante et il n'est pas possible d'admettre que des corps étrangers subsistent bien longtemps dans un tissu en voie de rénovation continuelle comme l'est un épithélium intestinal.

A l'hypothèse des Sporozoaires, on peut en substituer une autre dont la réalité me semble infiniment plus probable puisqu'elle

s'appuie sur des faits d'observation. Cette hypothèse consiste à considérer les éléments déchus comme représentant un stade ultime de l'évolution des cellules claviformes.

L'étude chez l'Arénicole de cellules glandulaires homologues des cellules claviformes de la Pectinaire paraît confirmer cette interprétation.

Chez *Arenicola marina* on trouve dans la partie antérieure du tube digestif une disposition très analogue à celle que je viens de décrire chez la Pectinaire. On la cherchera au-dessus du point où débouchent les deux cœcums, dits œsophagiens, là où l'épithélium est recouvert d'une épaisse cuticule. Dans cette région l'épithélium paraît constitué par deux catégories de cellules (pl. V, fig. 33) : des cellules que j'appellerai indifférentes ne pouvant plus les distinguer sous le nom de cellules ciliées et des cellules glandulaires analogues aux cellules claviformes de la Pectinaire. Ces dernières cellules présentent la même forme en massue, la même ampoule terminale. Elles s'ouvrent également dans la cavité intestinale par l'intermédiaire de petits pores percés dans la cuticule. Le cytoplasme et la sécrétion offrent vis-à-vis des matières colorantes les mêmes réactions que nous avons observées chez la Pectinaire. Le processus de l'évolution nucléaire est seul un peu différent et il présente ce grand avantage de se rattacher immédiatement à celui des cellules indifférentes. Examinons donc d'abord les noyaux de ces dernières.

Les noyaux des cellules indifférentes sont en général dans une situation voisine de la cuticule, mais cependant à divers niveaux. Dans les plus superficiels, la disposition de la chromatine, répartie uniformément en grains d'égal volume et l'absence de nucléole indiquent un état proche du début d'une évolution. Plus bas, il s'est généralement différencié un nucléole quelquefois sphérique, le plus souvent ovale. La chromatine s'agglomère en gros grains et s'achemine vers le nucléole sur lequel elle s'applique. Le nucléole s'est allongé et l'ensemble qu'il forme avec la chromatine, constitue dans chaque noyau une sorte d'axe dirigé parallèlement à la plus

grande dimension de la cellule. L'évolution ne semble pas être poussée plus avant dans les cellules indifférentes. J'ajouterai cependant qu'on constate quelquefois l'émission dans le cytoplasme de grosses hyalosphères contenant soit une masse d'origine nucléolaire probable, soit une ou plusieurs balles chromatiques.

Si nous examinons maintenant les noyaux des cellules glandulaires, nous allons en trouver offrant exactement le même aspect que ceux qui dans les cellules indifférentes présentent une sorte d'axe chromatique, et nous n'en découvrirons pas à un stade moins avancé. Par contre, il nous sera possible d'établir l'évolution ultérieure de ces noyaux. La chromatine, poursuivant sa condensation, constitue un long bâtonnet homogène autour duquel le noyau se contracte et qui représente bientôt la totalité de ce dernier. Le bâtonnet se résout alors en sphérules chromatiques qui se dissolvent dans le cytoplasme en lui communiquant leurs propriétés de colorabilité. Peu à peu, le bâtonnet diminue de volume : avec lui disparaît enfin l'appareil nucléaire. Comme dans les éléments indifférents, le noyau peut également rejeter dans le cytoplasme des masses hyalines remplies de granulations ou de grosses balles chromatiques.

Après la perte de son noyau, sous la pression de ses voisines la cellule glandulaire achève de se vider, puis se flétrit et disparaît.

On retrouve ici, mais en nombre bien moins grand que chez la Pectinaire des éléments avec noyau en voie de dégénérescence pycnotique. Ils représentent sans doute des cellules qui pour une cause quelconque n'ont pas suivi le processus normal.

La présence de Sporozoaires ne saurait être invoquée dans le cas présent : chez les Arénicoles de notre littoral je n'ai rencontré ni parasites intra-épithéliaux, ni parasites cœlomiques.

Le remplacement des éléments disparus est assuré par de nombreuses divisions cellulaires. Celles-ci s'opèrent à la surface même de l'épithélium, juste au-dessous de la cuticule. Là, des noyaux en mitose s'observent couramment. Il n'en existe pas ailleurs. Je dois faire remarquer aussi que l'épithélium de cette région est totalement

dépourvu d'exemples de divisions directes. Il n'y a pas ici dans les cellules glandulaires de multiplications nucléaires amitotiques comme on en observe souvent lorsque les phénomènes sécrétoires amènent la dégénérescence totale de certains noyaux. La rénovation est entièrement le fait des éléments superficiels. Ceci a une grande importance. Les noyaux des cellules indifférentes dérivent en effet directement de ceux que nous voyons se multiplier dans leur voisinage. Le remplacement des éléments glandulaires ne peut par conséquent s'opérer qu'aux dépens des cellules indifférentes.

Tout concourt donc ici à démontrer ce fait que l'évolution cellulaire se traduit à nos yeux d'abord par une migration du noyau de la surface vers la basale, migration correspondant au stade dit indifférent, puis ensuite d'une migration inverse de la basale vers la surface correspondant cette fois à la phase glandulaire.

Dans la Pectinaire la liaison entre les deux catégories d'éléments est moins visible que chez l'Arénicole, mais comme dans la première de ces Annélides, nous retrouvons les principaux phénomènes observés dans la seconde, nous nous croyons autorisés à étendre à l'une les résultats fournis par l'autre.

Nous avons vu chez la Pectinaire l'évolution des noyaux des cellules ciliées ne pas dépasser un stade déterminé : nous assistons d'autre part chez les éléments glandulaires à une dégénérescence nucléaire qui, si elle n'est pas exactement la même que celle décrite dans l'Arénicole, lui est cependant comparable ; elle doit aussi se terminer par la destruction du noyau. D'un autre côté, la rénovation épithéliale est aussi active chez *Lagis* que chez *Arenicola*. Elle s'effectue suivant le même mode, exactement de la même manière et aux mêmes points. Or les cellules ciliées ne sont pas détruites. Cette rénovation a donc pour but de réparer les brèches dues à la sécrétion. Mais les jeunes noyaux sont superficiels, ils appartiennent à des cellules ciliées. Nous sommes donc amenés ici aussi à considérer les cellules glandulaires comme dérivées des cellules ciliées.

L'activité de la rénovation épithéliale étant une conséquence

directe de la dégénérescence cellulaire totale, nous devons nous demander comment meurent les cellules. Nous avons vu que ce sont les cellules glandulaires qui disparaissent, mais nous n'avons pas observé chez la Pectinaire le mode de destruction nucléaire que présente l'Arenicole. Dans les cellules en voie d'excrétion avancée du matériel sécrétoire, les noyaux sont profonds, ils se réduisent, avons nous dit, à un gros nucléole émettant des plasmosomes dans le cytoplasme et à une membrane encroûtée de chromatine. Il est évident que, les émissions nucléolaires achevées, il ne restera de l'appareil nucléaire qu'un ensemble absolument semblable aux noyaux des éléments dégénérés si communs dans l'épithélium. Cette analogie, la nécessité de trouver la trace des cellules glandulaires usées, la difficulté de donner une autre interprétation des éléments dégénérés, toutes ces considérations conduisent à regarder ces derniers comme représentant un stade ultime de l'évolution des cellules claviformes.

Reste la question de forme et de revêtement. Les cellules d'une catégorie sont cylindriques et ciliées, les cellules de l'autre, claviformes et nues.

La forme en massue peut être la conséquence de la migration du noyau vers la basale, cette migration déterminant une sorte d'attraction de tout l'élément dans le sens du mouvement nucléaire. Le cytoplasme suit le noyau et ne conserve plus que quelques points de contact avec la surface épithéliale. L'ampoule terminale, dont on s'explique mal le rôle, pourrait bien être considérée comme l'indice d'un développement distal plus considérable de la cellule à une époque antérieure. L'expansion basale cause moins d'embarras, elle est très répandue dans les cellules glandulaires dont le noyau est profond : il faut chercher son origine dans l'accumulation du matériel de sécrétion dont l'élaboration commence au niveau de l'appareil nucléaire.

Les cils et la brosse disparaissent : dans d'autres cas de dégénérescence cellulaire, où le processus est tout différent puisqu'il s'agit d'expulsions de cellules entières hors de l'épithélium, nous verrons

que la chute de l'élément est précédée de la dégénérescence des cils et de la disparition de la brosse. Dans les cellules de l'épididyme, les cils sont détruits dans la phase d'excrétion : Hammar (1897) l'a montré. Il est vrai que dans ce cas il s'agit d'une décapitation brutale de la cellule peu comparable avec ce qui se passerait chez nos Annélides. Nous préférons rappeler les études de Prenant (1900) sur les cellules visuelles des Hirudinées et nous citerons textuellement cette phrase : « Il est plus vraisemblable que la phase sécrétoire de la cellule succède à l'état de différenciation ciliée, et qu'à mesure que le produit de sécrétion se forme et s'élimine, les cils se flétrissent et disparaissent. »

Des cellules glandulaires du même type que les cellules claviformes que je viens de décrire sont très répandues chez les Polychètes, à l'origine du tube digestif, surtout chez les Sédentaires : le mucus qu'elles sécrètent doit protéger la paroi intestinale du contact des matériaux solides continuellement avalés. La présence de semblables éléments a été constatée, chez *Nerine cirratulus* par Claparède (1873), chez *Polydora*, par Jacobi (1883), chez un certain nombre de Serpuliens, par Soulier (1891) ; Darboux (1899) et Setti (1900) les décrivent chez les Aphroditiens ; on les observe chez *Lagis Koreni*, chez *Arenicola marina*, chez *Arenicola ecaudata*, chez *Flabelligera affinis* : on doit les reconnaître dans certaines formations de l'œsophage d'*Amphatete Grubei*, formations, que Fauvel (1897) figure (pl. XX, fig. 81) et interprète comme Grégarines.

b. Région des diverticules cellulaires épithéliaux. — L'intestin moyen de *Lagis Koreni* présente des formations très analogues aux « lymphatische Zell-Divertikel » décrits par Eisig (1887) chez quelques Capitellides et particulièrement étudiés dans les genres *Notomastus* et *Dasybranchus*. Ce sont de longs prolongements périphériques de l'épithélium qui font hernie au travers de la musculature du tube digestif pour venir se plonger dans le sinus sanguin péri-intestinal (pl. V, fig. 23-26). Chaque prolongement est com-

pose d'un petit groupe de cellules dont le nombre peut varier mais est toujours restreint, une dizaine au maximum. Ces diverticules cellulaires sont très abondants dans la région que nous considérons : ils se développent dans toute son étendue sans affecter de disposition régulière. Le sinus péri-intestinal remplit les intervalles que les diverticules laissent entre eux, et l'endothélium péritonéal qui les touche à leur extrémité nivelle ainsi les protubérances qu'ils constituent (fig. III). Contrairement à ce qui existerait chez certains Capitellides, les diverticules épithéliaux ne perforent pas le péritoine pour faire saillie dans la cavité générale : ils sont constamment recouverts par lui et ne baignent que dans le sinus intestinal. De plus, ce sont des formations fixes, absolument localisées dans une région de l'intestin, ce qui n'a pas lieu pour les Capitellides.

La région qui présente les diverticules épithéliaux est normalement bourrée de corpuscules graisseux, on devra donc, si l'on veut se servir de Flemming comme fixateur, s'adresser à des Pectinaires ayant jeûné quelque temps. En laissant les animaux 24 ou 48 heures dans une cuvette d'eau de mer, on sera assuré de trouver cette section du tube digestif complètement dépourvue de produits d'absorption. Afin de s'assurer que ce jeûne ne crée pas un état pathologique de l'intestin, il sera bon de contrôler les résultats par l'étude de matériel fixé, dès la récolte des animaux, au sublimé ou par le mélange de Bouin.

Lorsqu'on examine une coupe de l'intestin faite au niveau des diverticules cellulaires épithéliaux chez un individu à jeun, l'attention est de suite attirée par une rangée de petits éléments ovoïdes bordant superficiellement l'épithélium et se détachant en clair sur le reste plus ou moins foncé de la préparation. La présence des diverticules et celle de ces petits éléments donnent aux coupes de la région qui nous occupe en ce moment un aspect tout à fait caractéristique (pl. V, fig. 22).

Au-dessus de l'alignement des petits éléments superficiels, on découvre successivement une rangée de granulations basilaires, une

bordure en brosse, un riche couronnement de cils vibratiles. La brosse est dense, ses bâtonnets se prolongent de leur longueur dans le cytoplasme. Les cils sont fins, nombreux, élevés.

Les petits éléments ne sont pas contigus : les espaces qui les séparent laissent passer de longs cônes de racines ciliaires qui descendent dans les diverticules à des profondeurs diverses. Il ne faudrait cependant pas attribuer à tous ces cônes les dimensions mesurées sur les coupes : lorsque la section ne passe pas par l'axe, la hauteur du cône est en réalité plus grande que ne le représente la préparation. Malgré cela, en tenant compte de ces considérations, on constate que les cônes radiculaires ont des hauteurs très variables : nous en verrons la cause.

Le cytoplasme des diverticules possède une structure fibrillaire d'autant plus apparente qu'on examine des régions plus profondes de l'épithélium. Les fibrilles cytoplasmiques sont dirigées parallèlement au grand axe des cellules, c'est-à-dire normalement à la surface ciliée. Un grand nombre d'entre elles paraissent en continuité avec les racines ciliaires : on les voit se réunir en un pinceau dont la pointe aboutit au sommet du cône radiculaire. C'est d'ailleurs dans la région située au-dessous de ces sommets qu'elles commencent à devenir plus distinctes. On ne peut d'ailleurs confondre ces fibrilles avec les éléments du cône : elles sont grêles, sinueuses, ondulées ; les racines ciliaires sont robustes et rigides.

Chaque diverticule, nous l'avons vu, est constitué par l'association d'un certain nombre de cellules. Les membranes qui limitent ces cellules sont très difficiles à discerner. Elles existent cependant, mais il faut des coupes très minces pour bien les apercevoir.

Les cellules superficielles apparaissent comme de petits ovoïdes touchant par un de leurs pôles la paroi ciliée. Leur membrane est très visible et leur contenu transparent, à l'exception d'un cône qui repose par sa base sur la face inférieure du plateau et dont le sommet vient affleurer le pôle inférieur de la cellule. Le noyau est suspendu dans l'axe de ce cône, près du sommet.

Ces éléments ne conservent pas indéfiniment leur situation voisine de la surface épithéliale, ils ne l'occupent que pendant la durée d'une faible partie de leur évolution, tout au début. On les voit en effet descendre dans l'épithélium (pl. V, fig. 25). Dans ce mouvement, les relations avec le plateau sont gardées. Le corps cellulaire s'étire et sa partie inférieure seule conserve quelque temps l'empreinte de la forme ovoïde primitive. Dans cette partie inférieure, la membrane reste très apparente, elle devient moins distincte au voisinage de la paroi ciliée. Le contenu cytoplasmique hyalin occupe maintenant un volume moindre : le cytoplasme opaque est, au contraire, devenu plus important : il entoure tout le noyau et semble suspendu par un funicule de fibrilles au sommet d'un cône de racines ciliaires qui s'est développé au-dessous du plateau. Que l'élément continue à descendre, que ses parois deviennent moins apparentes, que son cytoplasme prenne une structure de plus en plus fibrillaire et perde tout caractère hyalin, que le cône d'Engelmann s'allonge, et nous serons en présence d'une cellule d'un diverticule épithélial. Ces considérations présentent quelque intérêt. Elles nous permettent de comprendre la genèse des diverticules épithéliaux en nous démontrant que les cellules superficielles ne sont autre chose que la forme embryonnaire des éléments de ces derniers. L'étude des noyaux vérifie cette affirmation.

L'évolution normale des noyaux étant intimement liée à l'activité fonctionnelle de l'épithélium, pour étudier ceux-ci, on devra avoir recours à des animaux en train d'absorber, c'est-à-dire à des animaux dont la fixation a suivi immédiatement la capture.

Lorsqu'elles sont encore au contact de la paroi libre de l'épithélium les cellules superficielles qui vont donner naissance dans la suite de leur évolution aux diverticules épithéliaux, présentent une ressemblance frappante avec les jeunes éléments rénovateurs qui s'observent dans toute l'étendue de l'intestin. C'est la même situation, la même disposition, le même ensemble de caractères. En fait, ces deux catégories de cellules sont plus que comparables, elles sont absolu-

ment identiques : les cellules superficielles ne sont que des éléments de remplacement. On les voit d'ailleurs prendre leur origine de nombreuses mitoses identiques à celles que j'ai décrites antérieurement (1902) comme assurant la rénovation de l'épithélium intestinal.

Lorsque le noyau s'est reconstitué, il se présente comme une vésicule ovoïde renfermant un grand nombre de grains chromatiques égaux et régulièrement distribués. Commence bientôt la descente : elle coïncide avec l'émission d'une grosse hyalosphère qui s'est différenciée dans le noyau (pl. V, fig. 24). Cette hyalosphère englobe un plasmosome qui peut être un nucléole ; elle prend place dans le corps cellulaire au-dessous du noyau et au contact même de celui-ci. On la voit difficilement dans les préparations de matériel fixé au Flemming, car elle se recouvre d'une multitude de sphérules réduisant l'acide osmique. Ces sphérules d'un noir profond remplissent tout l'espace cellulaire situé au-dessous du noyau : quelques-unes apparaissent aussi sur les côtés et au-dessus de ce dernier, mais elles sont relativement peu nombreuses.

La descente continuant, une seconde hyalosphère se forme, puis une troisième — quelquefois simultanément — etc., et toutes ces productions sont rejetées dans le cytoplasme. La chromatine disparaît peu à peu. En dernière analyse, le noyau se montre comme une grande vacuole renfermant un gros plasmosome. Les plasmosomes expulsés pâlissent au milieu des sphères qui les contiennent, ils finissent par se dissoudre complètement et toute trace en est détruite. A ce moment l'ensemble, noyau et vacuoles, forme le centre d'un amas considérable de sphérules de nature graisseuse (pl. V, fig. 26). En même temps, tout le cytoplasme s'imprègne d'une substance analogue à celle qui constitue ces sphérules, de telle sorte que, lorsque l'acide osmique a concouru à la fixation, toute la préparation est d'une teinte foncée, quelquefois d'un noir intense. Cette teinte n'est pas due à l'amoncellement dans les espaces intercytoplasmiques de sphérules de matière réduisant l'acide osmique : il y a une véritable imprégnation, je le répète, de tout le cytoplasme.

Après l'évacuation des dernières hyalosphères, le noyau arrivé au terme de son évolution, frappé de chromatolyse totale, s'évanouit graduellement dans le corps cellulaire. Il est alors situé au fond des diverticules épithéliaux. La membrane se dissout la première, le plasmosome est mis en liberté et disparaît à son tour.

Je ne quitterai pas cette région de l'intestin moyen sans mentionner une disposition exceptionnelle que j'ai eu l'occasion d'observer chez une Pectinaire dont le tube digestif présentait à différents niveaux des processus très spéciaux de dégénérescence dus, sans aucun doute, à un état pathologique particulier. Au niveau des diverticules épithéliaux, la tunique intestinale est libre de produits d'absorption ou de sécrétion. Les sphérules de nature grasse font défaut. Les noyaux n'expulsent pas de plasmosomes. Tout le pourtour de l'épithélium est garni d'éléments superficiels dont aucun n'est en mitose. Les noyaux moyens et profonds se multiplient au contraire par division directe avec une activité remarquable. Le mode de division adopté est l'amitose par bourgeonnement. Les noyaux issus de cette prolifération intense restent en contact, si bien qu'il résulte de cette disposition la présence d'un grand nombre d'amas de petits noyaux. Chez la plupart d'entre ceux-ci, la membrane semble avoir disparu ; la chromatine condensée en gros bâtonnets paraît, de ce fait, libre dans le cytoplasme. La substitution dans une circonstance exceptionnelle d'une multiplication amitotique intense à l'expulsion normale de nombreux plasmosomes, les deux processus conduisant également à l'épuisement nucléaire, m'a paru un fait digne de retenir l'attention. J'y reviendrai.

c. Région des cellules a racines ciliaires divergentes. — Cette région se reconnaît de suite sur les coupes, même à un faible grossissement, à la ligne ininterrompue de sombres festons qui bordent l'épithélium en dessous des plateaux. Ces festons sont formés par des faisceaux de racines ciliaires qui, au lieu d'être réunies en cône comme c'est le cas général, s'écartent très régulièrement les unes des autres (pl. VI,

fig. 37, 47). Toutes les cellules sont ici identiques. Chacune d'elles porte une houppe de longs cils vibratiles agglutinés en un pinceau conique. Une telle disposition se retrouve ailleurs que chez la Pectinaire. La branchie d'*Aricia fœtida* en offre un exemple que Claparède (**1873**) décrit sans le comprendre, mais dont nous devons à Gaule (**1881**) une plus juste interprétation. Des pinceaux ciliaires ont été également vus dans l'œsophage d'*Amphicteis Gunneri*. Wirén (**1887**) les signale, sans recevoir de rectification de la part de Fauvel (**1897**) qui, dix ans plus tard, dans sa monographie des Ampharétiens, étudie la même Annélide.

Les cils ne couvrent pas tout le plateau cellulaire, ils n'en occupent que la région centrale (pl. VI, fig. 37). Par l'intermédiaire de petites granulations de faible importance, ils s'articulent sur de hauts et massifs bâtonnets. Ceux-ci s'élèvent au-dessus d'une rangée de grosses granulations basilaires douées de qualités chromophiles très énergiques. Les granulations basilaires sont situées dans un plan ou sur une surface légèrement concave, l'une et l'autre de ces dispositions contrastant avec la forme convexe de la région de la paroi cellulaire dépourvue de cils.

De chaque granulation part une racine ciliaire. Ce sont d'épaisses fibrilles rigides disposées en éventail et douées d'une grande affinité pour les couleurs basiques. Leurs longueurs respectives sont telles, que l'ensemble de leurs extrémités intracytoplasmique forme une surface courbe très régulière.

Les points de la surface épithéliale qui sont privés de cils, sont munis d'une bordure en brosse normale. La hauteur de cette bordure en brosse n'est pas uniforme. Elle diminue progressivement depuis le voisinage des bâtonnets porteurs de cils jusqu'aux limites de la cellule, où elle se raccorde avec celle de la bordure en brosse des éléments contigus, de telle sorte qu'en section, abstraction faite des pinceaux de cils, l'épithélium offre du côté de la cavité intestinale un contour légèrement ondulé.

Les bâtonnets de la brosse sont plongés dans un ciment interca-

laire qui fait défaut entre les bâtonnets des cils : il en résulte que ces derniers se détachent sur un fond clair tandis que les premiers tendent à se confondre avec la substance qui les agglutine.

De petites granulations non colorables existent à la base de la brosse. Existent aussi de fines fibrilles simulant des racines ciliaires. Ces fibrilles sont disposées de façon à compléter et à relier entre eux les festons dont les racines ciliaires forment la majeure partie. De remarquables « Schlussleisten » pénètrent entre les cellules contiguës.

Chez les Pectinaires tuées dès leur capture, le cytoplasme des cellules à racines ciliaires divergentes contient une multitude de sphérules d'une substance présentant vis-à-vis de l'acide osmique les qualités des graisses neutres. Cette substance accepte également les mêmes dissolvants que les matières grasses.

La répartition des inclusions graisseuses dans le corps cellulaire n'est pas quelconque (pl. VI, fig. 47). Les plus volumineuses d'entre elles sont dans le bouquet radiculaire. Associées à des sphérules de moindre taille, elles s'y disposent en courtes files irrégulières sensiblement dirigées suivant les racines elles-mêmes. Le nombre des sphérules ainsi placées est relativement peu considérable. Elles sont au contraire extrêmement abondantes dans le voisinage du noyau, surtout au-dessus de ce dernier. Là elles se concentrent suivant des lignes parallèles au grand axe de la cellule, lignes n'atteignant pas les racines ciliaires. Au-dessous de l'extrémité inférieure de celles-ci existe toujours, en effet, un espace vide de sphérules.

Dans la partie inférieure de la cellule il n'y a plus d'ordre apparent. Les sphérules dont le diamètre est ici en majeure partie très faible sont amoncelées au-dessous du noyau. Elles n'arrivent pas jusqu'à la membrane basale.

Les noyaux sont tous sensiblement au même niveau, et tous en général présentent le même aspect. Rien ne permet de leur attribuer une bien grande activité : ils ne semblent pas en particulier prendre part à quelque sécrétion.

Je n'ai observé dans cette région de l'intestin aucun phénomène

de multiplication nucléaire ou cellulaire. Le défaut d'activité entraîne la longévité et diminue par conséquent la fréquence des rénovations.

Deuxième section de l'intestin moyen.

La deuxième section de l'intestin moyen a la forme d'un sac allongé qui remonte depuis la région postérieure de la cavité thoracique jusqu'au niveau de l'extrémité inférieure de l'œsophage. Cette sorte de poche s'élargit progressivement pendant le premier tiers de son parcours: elle diminue ensuite graduellement jusqu'à son point de raccord avec la troisième partie de l'intestin moyen. Là, son diamètre est comparable à celui de l'œsophage. Cette région rétrécie s'enroule d'abord dans un sens, puis ensuite dans l'autre autour de la première portion de l'intestin moyen vers son extrémité antérieure : après cette double circonvolution elle va s'aboucher directement avec la dernière section de l'intestin (fig. I).



Fig. V. — Coupe de l'intestin moyen de *Lagis Koreni* Mgr. Région des cellules à ferment. *G.* Gouttière ventrale avec sa colonne musculaire de renforcement. × 35.

En dehors de la question de situation et de forme, la deuxième section de l'intestin moyen diffère du reste des organes digestifs par la couleur jaune vif qu'elle présente chez les animaux examinés à l'état frais.

L'invagination épithéliale longitudinale prend une importance considérable dans la portion la plus large de cette région de l'intestin (fig. V). Lorsque le tube digestif est vide de sable et d'aliments elle le remplit ici presque complètement de ses replis. Ces derniers en s'étalant donnent un volume beaucoup plus considérable à la cavité intestinale, et c'est lorsqu'ils sont dans cet état que la forme en sac allongé est acquise par la deuxième section de l'intestin moyen. Vers l'extrémité de cette région, là où le diamètre est remar-

quablement diminué, le repli longitudinal invaginé devient presque nul ; il se confond alors avec l'un des bords de la gouttière vibratile dont je vais avoir à parler : à l'état de vacuité du tube digestif, c'est le contour même de l'intestin qui se plisse ici (fig. VI).

Dans l'intestin de la plupart des Annélides polychètes sédentaires, on a signalé la présence d'une gouttière ventrale caractérisée par la grande hauteur des cils dont elle est munie. La Pectinaire possède un tel appareil (fig. VII).

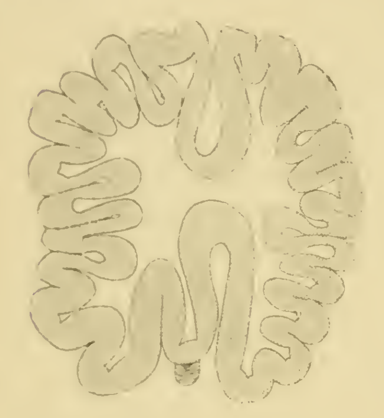


Fig. VI. — Coupe de l'intestin moyen de *Lagis Koreni* Mgr. Extrémité postérieure de la région des cellules à ferment. × 80.

La gouttière vibratile de la Pectinaire commence avec la deuxième portion de l'intestin moyen et se poursuit jusqu'à l'anus. Elle est voisine de la ligne d'invagination du grand repli épithélial et lui est parallèle. Comme un grand nombre de celles qui ont été décrites ailleurs, cette gouttière présente une disposition asymétrique : tandis que l'un de ses bords se réduit à une marge relativement étroite, l'autre est formé par un gros bourrelet épithélial. Une épaisse colonne musculaire renforce extérieurement le fond de la gouttière.

Les cellules de la gouttière sont très différentes de celles qui constituent le reste de l'épithélium. Au lieu d'être différenciées comme celles-ci en éléments possédant un rôle purement digestif, sécréteur ou absorbant, ce sont uniquement des organes dispensateurs de mouvement. L'appareil vibratile qu'elle porte est leur seule raison d'être, aussi ce dernier occupe-t-il chez elles la majeure partie de l'espace.

Les cellules de la gouttière sont des cellules élevées très étroites (pl. VI, fig. 46), surmontées de cils fins et allongés. Dans

chacune d'elles, un important cône de racines ciliaires s'étend entre le plateau et le voisinage du noyau. Les fibrilles radiculaires sont particulièrement rigides et épaisses. Les granulations basilaires présentent un volume notable. FAUVEL (1897) a reconnu également la présence de prolongements ciliaires intracytoplasmiques dans les cellules de la gouttière vibratile d'*Ampharete Grubei*, mais

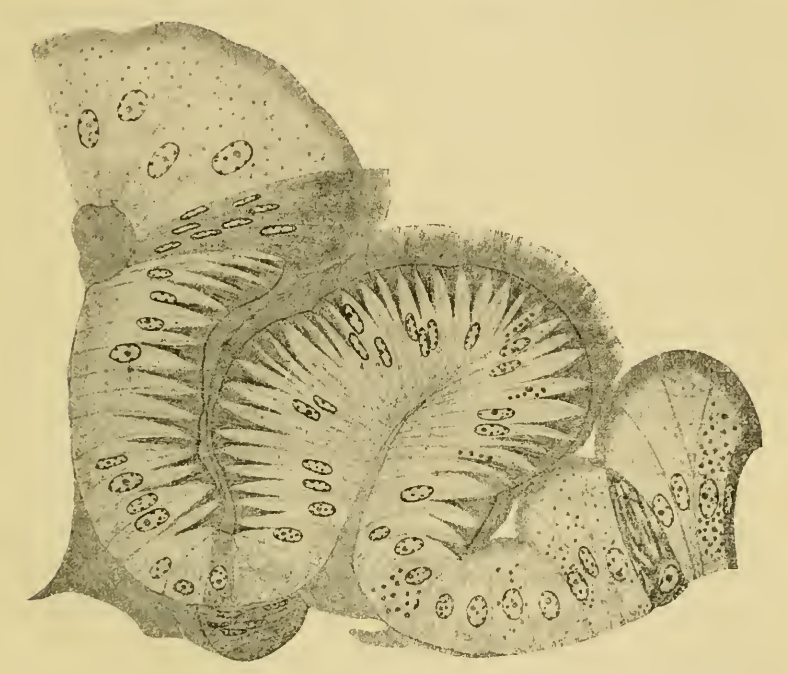


FIG. VII. — *Lagis Koreni* Mgr. Coupe de la gouttière vibratile dans la région des cellules à ferment, montrant l'interruption du sinus sanguin périphérique par la colonne musculaire de renforcement. × 400.

ne dit pas s'ils constituent un cône. Chez *Ampharete*, d'après le même auteur, les cils de la gouttière intestinale sont courts et raides commes les poils d'une brosse. Ce n'est pas l'apparence observée chez *Lagis*.

Le cytoplasme très réduit dans les cellules de la gouttière vibratile de la Pectinaire, ne contient pas en général d'inclusions analogues à celles des éléments voisins. On y rencontre cependant

quelquefois un petit nombre de sphérules de graisse. Les noyaux très allongés ne donnent lieu à aucune remarque importante.

Lorsque l'on examine une coupe pratiquée dans la deuxième section de l'intestin moyen, on distingue, en dehors des cellules de la gouttière vibratile, quatre sortes d'éléments. Pour la commodité de l'exposition je les décrirai successivement, quitte à rechercher ensuite s'il n'en est pas dans le nombre qui représentent des stades différents d'une même évolution. Je désignerai comme il suit ces quatre catégories de cellules :

a. Cellules à ferment.

b. Cellules à sécrétion muco-graisseuse.

c. Cellules à contenu fibrillaire.

d. Cellules à sécrétion muqueuse.

a. Cellules a ferment. — Ce sont les plus nombreuses. En certains points elles forment de larges plages ininterrompues. Ailleurs, là où elles sont le plus rares elles comptent encore pour les trois cinquièmes environ de la totalité des éléments épithéliaux (pl. VI, fig. 49).

Suivant l'endroit où on les observe, les cellules à ferment varient beaucoup de hauteur. En tous cas, ce sont toujours des éléments larges et trapus, évasés du côté de la cavité intestinale quand ils sont situés sur les saillies de l'épithélium, au contraire dilatés à leur base lorsqu'ils sont au fond des sillons.

La surface libre est revêtue d'une bordure en brosse que souligne une rangée de granulations basilaires. La brosse est limitée extérieurement par une mince membrane, le plus souvent décollée sur les coupes. Sur cette membrane peuvent se dresser des cils. Ceux-ci paraissent avoir une existence fort éphémère. Le plus souvent on ne les observe pas. Cette absence des cils semble causée par l'expulsion des cellules épithéliales arrivées au terme de leur évolution. J'ai représenté cet événement (pl. VII, fig. 65). En quittant l'alignement de ses voisines, la cellule déchue décolle et entraîne avec elle un grand lambeau de la membrane limitante supérieure de la brosse

avec les cils qu'elle supporte. La cellule entièrement détachée, le lambeau qui tient encore à l'épithélium par l'un de ses bords reviendra à sa place, mais on comprend qu'une telle lésion amène fatalement la destruction des cils et la dislocation du plateau.

Le revêtement ciliaire des cellules à ferment n'a pas une importance uniforme. Quelques cellules sont totalement couvertes de cils, d'autres n'en ont qu'un petit nombre ; nous venons de voir que certaines en sont tout à fait dépourvues, ce sont les plus fréquentes. Si la quantité des cils est restreinte, on remarque aisément que chacun d'eux est porté sur un bâtonnet différant par sa chromophilie des bâtonnets de la brosse (pl. VI, fig. 35). Ce bâtonnet aboutit à une grosse granulation basilaire et, dans les préparations très favorables, on voit partir de cette granulation une racine intracytoplasmique sidérophile plus ou moins développée. On rapprochera cette disposition de celle que Vignon (**1900**) a observée dans les cellules épithéliales des cœcums hépatiques d'*Asterina gibbosa* et plutôt encore de ce que Holmgren (**1902**) décrit dans l'intestin moyen de *Chaetoderma nitidulum*.

Les cellules à ferment de l'estomac de la Pectinaire peuvent renfermer, et cela simultanément, des inclusions de deux sortes : des grains zymogènes et des corpuscules de graisse (pl. IV, fig. 21). Le foie des mollusques présente des faits de même ordre.

Chez *Arion*, Barfurth (**1883**) signale la présence de sphérules noircissant par l'acide osmique dans ce qu'il définit comme cellules à ferment du foie. Dans le même organe, mais chez l'Escargot, Biedermann et Moritz (**1899**) voient la graisse infiltrer leur « Resorptionzellen ». Remarquons que les cellules à ferment de Barfurth, ne représentent nullement les cellules absorbantes de Biedermann et Moritz : elles s'homologuent aux cellules sécrétrices de ces derniers, et aux cellules excrétrices de Cuénot (**1892, 1899**). Les cellules absorbantes de Biedermann et Moritz sont les cellules du foie pour Barfurth, les cellules à ferment de Cuénot. Ainsi Barfurth, Biedermann et Moritz d'une part, Cuénot de l'autre, attribuent respectivement à deux

catégories de cellules le rôle zymogène, mais comme BARFURTH a observé la présence de la graisse chez les premières, BIEDERMANN et MORITZ chez les secondes, on voit donc que, quelle que soit l'interprétation adoptée, il n'en reste pas moins établi que les cellules à ferment du foie des Mollusques peuvent contenir des inclusions de nature grasse.

La présence presque constante de graisse dans les cellules à ferment de l'intestin de la Pectinaire est un obstacle pour la recherche de l'origine des grains zymogènes. Sur du matériel fixé par des mélanges contenant de l'acide osmique l'abondance des sphérules noires rend l'observation bien difficile (pl. IV, fig. 22). Si, au contraire, le fixateur employé permet la dissolution des corps gras, le contenu cellulaire se réduit au noyau et à quelques travées cytoplasmiques englobant les grains de ferment : avec un tel matériel que le passage dans les essences ratatine et disloque, les bonnes coupes ne sont pas fréquentes et l'interprétation est toujours périlleuse. J'ai tourné la difficulté en m'adressant à une Polychète présentant sur le parcours de l'intestin une région dont le rôle se réduit uniquement à la sécrétion d'un ferment : les deux grands cœcums de l'Arénicole sont dans ce cas. Dans une courte note (**1903**) j'ai publié le résultat de mes recherches à leur sujet. Il s'agira d'examiner ici si les observations qui peuvent être faites sur la Pectinaire cadrent avec ce que l'Arénicole nous apprend.

Rappelons rapidement la structure des cœcums de l'Arénicole et les phénomènes de sécrétion dont ils sont le lieu en insistant seulement sur les points réservés dans notre note préliminaire.

Les cœcums de l'Arénicole sont de petits sacs oblongs divisés en leur intérieur par un nombre plus ou moins considérable suivant les individus, de saillies longitudinales de la paroi, saillies dues à des invaginations de l'épithélium périphérique. Ces sortes de crêtes formées par deux lames épithéliales entre lesquelles le sinus périphérique pénètre, se terminent dans le voisinage de l'axe du cœcum où elles se bordent d'un gros bourrelet produit par une dilatation de la lacune

sanguine (fig. VIII). Tout ceci est d'observation facile et a été vu par l'unanimité des zoologistes qui ont étudié l'Arénicole. L'interprétation de l'épithélium donne lieu à plus de désaccord.

Il semble bien que Wirén d'une part, Gamble et Ashworth de l'autre n'ont même pas supposé que l'individualisation des cellules de l'épithélium des cœcums intestinaux de l'Arénicole pût être mise en doute : Wirén (1887) parle de hautes cellules cylindriques et renvoie à une figure où leurs contours sont nettement — trop nette-

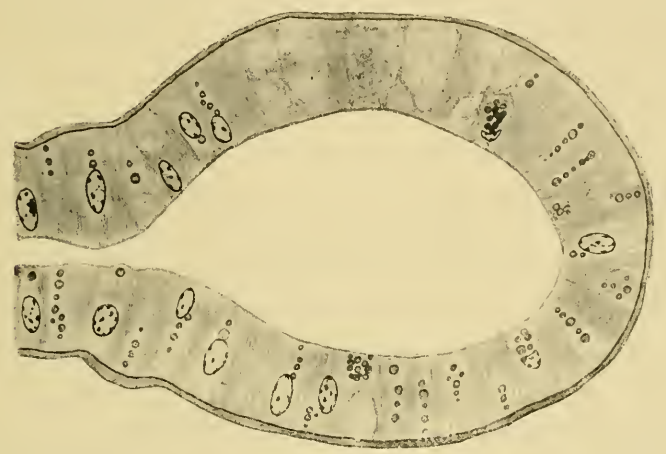


Fig. VIII.— *Arenicola marina* L. Coupe transversale d'un cœcum intestinal. Extrémité libre d'une cloison. Flemming ; Rouge Magenta-Lichtgrün. × 380.

ment — indiqués. Gamble et Ashworth (1898, 1900) dans leur premier mémoire signalent la présence de cellules glandulaires ; ils disent dans le second que les cloisons sont constituées par des « cellules cylindriques », comprenant des « cellules glandulaires » intercalées. Ce second mémoire, à la vérité, embrasse la totalité des Arénicoliens et ce qui demande un examen attentif chez *Arenicola marina*, peut être de toute évidence pour une autre espèce. Il est cependant bien probable que les recherches histologiques de Gamble et Ashworth ont plutôt porté sur une espèce commune comme l'est *Arenicola marina* et que les résultats ont ensuite été étendus au groupe entier. En résumé, les opinions de Wirén et de Gamble et Ashworth concordent.

et il n'y aurait pas de débat si VIGNON (1902) n'était venu déclarer, tout en faisant remarquer d'ailleurs qu'il n'a exécuté aucune recherche speciale pour trancher la question, que l'épithélium des cœcums de l'Arénicole lui paraît de nature syncytiale. A mon tour j'ai porté mon attention sur cet épithélium et je dois reconnaître que le premier examen semble donner raison à VIGNON : les parois cellulaires latérales paraissent faire défaut.

Le doute commence à naître à la vue des éléments jeunes. On rencontre surtout ceux-ci dans les angles que font les cloisons avec la paroi périphérique. Les divisions nucléaires qui les engendrent s'opèrent sur le bord de l'épithélium. Elles ont exactement la disposition que j'ai déjà plusieurs fois décrite. Le noyau en mitose occupe le centre d'un petit élément ovoïde dont la membrane est très apparente (pl. VII, fig. 68). On peut suivre pendant un temps assez long les cellules nouvellement formées : elles descendent dans l'épithélium et jusqu'à un stade avancé de leur croissance, on constate facilement la présence d'une membrane (pl. VII, fig. 69). Celle-ci devient cependant de moins en moins nette : à un moment donné on ne la discerne plus, sans qu'on puisse cependant affirmer qu'elle n'existe pas.

Comme c'est la règle dans les épithéliums digestifs, le cytoplasme de l'épithélium des cœcums de l'Arénicole peut se décomposer en fibrilles parallèles normales à la surface libre. Ces fibrilles sont ici particulièrement remarquables, circonstance qui peut faciliter la dissimulation de membranes peu distinctes d'elles-mêmes.

En faveur de la nature cellulaire de l'épithélium en question, je noterai encore la forme des noyaux. Les noyaux sont ovales, souvent très allongés comme ils le seraient dans des cellules cylindriques étroites. En général, les noyaux des tissus syncytiaux pour qui le champ n'est mesuré dans aucun sens prennent une forme plus voisine de la sphère.

Examinons maintenant les arguments qui plaident pour l'interprétation opposée. En dehors du résultat négatif de l'observation directe de la membrane, il faut considérer la présence fréquente de

longues plages épithéliales dépourvues de noyaux (fig. VIII). Cette disposition qui semble ne pouvoir se concilier avec la conception d'un épithélium cellulaire. est cependant explicable dans le cas présent, sans qu'il soit nécessaire de faire intervenir l'architecture du tissu.

Ici la sécrétion s'accompagne de karyolyse totale. Les noyaux sont détruits sur place, sans qu'il y ait expulsion directe de leurs débris avec ou sans accompagnement de cytoplasme. Les longues plages dont nous venons de parler correspondent à des régions totalement épuisées : le cytoplasme se réduit là à quelques fibrilles encadrant de vastes vacuoles. et de nombreux grains zymogènes attestent qu'en ces points des noyaux ont existé à une époque antérieure. Que l'épithélium soit syncytial ou qu'il soit cellulaire, l'apparence sera la même. On est en présence d'un tissu usé que l'arrivée de jeunes éléments régénérera.

En résumé, si nous n'avons pas prouvé d'une façon absolue que l'épithélium des cœcums intestinaux de l'Arénicole est constitué par des cellules parfaitement individualisées, nous avons réuni cependant assez de présomptions pour rendre bien probable l'existence d'une telle constitution.

Passons à la cuticule dont tous les observateurs ont reconnu la présence à la surface de l'épithélium des cæcums de l'Arénicole. Elle est épaisse, dit Wirén, et dépourvue de cils. L'épithélium est cilié. annoncent Gamble et Ashworth, et couvert d'une cuticule franchement épaisse. Pour Vignon, qui en fait une étude approfondie, la cuticule présente « une structure réticulaire, analogue. en plus dense, à celle du cytoplasma » ; c'est une « membrane *organisée*, qui n'est ni une cuticule sécrétée, ni une bordure en brosse ».

Pour moi, la cuticule en question rentre dans la catégorie des bordures en brosse. C'est un plateau strié, distendu, disloqué par la filtration constante d'une masse relativement considérable de sécrétion. La bordure très typique des cellules à ferment de l'intestin de la Pectinaire présente souvent, dans les éléments qui ont beaucoup fonctionné. un aspect bien voisin.

Je n'ai pas retrouvé d'ailleurs, la structure réticulaire attribuée par Vignon au cytoplasme. Ainsi que je l'ai dit plus haut, il se montre toujours constitué dans les points où une importante sécrétion n'est pas venue jeter le trouble par un assemblage très dense de fibrilles parallèles (fig. IX). Les larges vacuoles qui peuvent à la rigueur donner l'impression d'un réseau à larges, à très larges mailles, ne sont que le fait de la sécrétion.

Considérons, du reste, cette sécrétion elle-même : la plupart du temps, nous verrons le produit de sécrétion se disposer en longues files de sphérules normales à la cuticule (fig. VIII); de ces files ont été figurées par Vignon (pl. XIX, fig. 10). Eh bien, donnez aux sphérules l'origine qu'il vous plaira, faites les naître du cytoplasme ou sourdre du noyau, leur alignement donne dans les deux cas une image de la constitution cytoplasmique en démontrant l'absence de structure réticulaire. Et ceci est indépendant du choix du fixateur, l'alignement des grains zymogènes pouvant se constater facilement sur les tissus frais.



Fig. IX. — *Arenicola marina* L. Cellule d'une cloison d'un cæcum intestinal. Flemming; Safranine-Carmin d'indigo picrique. × 1000.

Le cytoplasme est donc constitué par des fibrilles normales à la surface épithéliale. Si la structure de la cuticule est « analogue, en plus dense, à celle du cytoplasme » nous sommes bien près, on en conviendra d'une bordure en brosse.

L'évolution des noyaux se lie intimement à la genèse des grains zymogènes. Nous exposerons en même temps les deux phénomènes.

Dans la période précédant l'apparition du matériel de sécrétion, les noyaux se montrent pourvus d'un gros nucléole souvent ovale, presque toujours excentrique, sur lequel sont appliqués quelques grains anguleux de chromatine (pl. V, fig. 27). C'est cette coopération du nucléole et de la chromatine qui donne naissance aux grains zymogènes. La participation du nucléole est évidente, celle de

la chromatine est aussi certaine puisqu'on voit cette substance disparaître parallèlement à la constitution du matériel de sécrétion.

L'élaboration des grains de sécrétion, aux dépens du nucléole et de la substance que la chromatine lui cède, peut se faire totalement dans le noyau, le rejet se fait alors soit par sphérules isolées (pl. V, fig. 31), soit sous la forme d'hyalosphères contenant un ou plusieurs amas de sphérules (pl. V, fig. 28). Le nucléole est parfois englobé dans l'une de ces émissions, c'est la disposition bien connue du « Nebenkern » des cellules glandulaires (pl. V, fig. 29). Dans ce noyau accessoire, le nucléole poursuit son évolution et se transforme totalement en sphérules zymogènes.

Quelle que soit la marche suivie dans sa participation à la production du matériel de sécrétion, le noyau finit toujours par disparaître. Si cette participation s'est traduite par des émissions successives volumineuses, à chaque rejet a correspondu un amoindrissement des dimensions du noyau, au point qu'il arrive avant sa destruction totale, à ne plus être représenté que par un simple vestige (pl. V, fig. 28).

L'émission longtemps soutenue de sphérules isolées amène d'une tout autre façon la disparition du noyau. La forme est longtemps respectée, les propriétés chromatiques sont alors seules atteintes. On trouve de ces noyaux ne contenant plus aucun grain colorable (pl. V, fig. 30). Cette chromatolyse est d'ailleurs suivie de la dissolution de la membrane et de la résolution complète des débris nucléaires dans le cytoplasme.

Comment se fait le passage de la sécrétion dans la cavité du cœcum ? Par filtration, certainement, après dissolution des grains zymogènes. On n'assiste pas ici à des expulsions hors de l'épithélium de corps cytoplasmiques figurés. Les grandes vacuoles correspondent à des régions qui ont été sans doute entièrement liquéfiées dans le processus sécrétoire et dont le produit a dialysé à travers la cuticule. Il est à remarquer que la cavité du cœcum ne contient pas de grains zymogènes ou de sécrétions figurées et qu'on n'en voit pas davantage

dans l'épaisseur de la cuticule. Celle-ci joue donc le le rôle de filtre, un rôle assez important pour amener sa désorganisation.

Je reviens à la Pectinaire. Quand l'infiltration graissense est assez réduite pour ne pas entraver toute observation, on constate que les noyaux des cellules à ferment émettent dans le cytoplasme de grosses masses hyalines enclavant de nombreuses sphérules dont les propriétés chromatiques sont les mêmes que celles des grains de ferment (pl. IV, fig. 17). C'est du reste là un fait général, je l'ai retrouvé chez toutes les Annélides que j'ai examinées.

Chez la Pectinaire, comme chez l'Arénicole, les grains peuvent être émis isolément, et c'est ainsi qu'ils le sont le plus souvent. Ceci explique la dissémination plus régulière des grains dans le cytoplasme. Ceux-ci se localisent presque exclusivement entre le plateau et le noyau (pl. IV, fig. 10). Ils sont indépendants des corpuscules graisseux (pl. IV, fig. 21). On ne retrouve, pas ici, ce que nous avons observé dans les diverticules épithéliaux, la concentration de la graisse autour de hyalosphères d'origine nucléaire.

La différenciation des émissions nucléaires aux dépens du nucléole et de la chromatine se présente ici sous une forme un peu différente de celle que nous avons décrite pour l'Arénicole : le nucléole a moins d'homogénéité ; il ne dégénère pas d'une seule pièce en produit de sécrétion.

La chromatine nucléaire d'abord uniformément répartie subit une double attraction : pour la membrane qu'elle vient encroûter, pour le nucléole sur lequel quelques grains s'appliquent. De cette dernière association résulte après transformation un nucléole composé formé d'une sphère plasmatique et d'une calotte basophile (pl. IV, fig. 20-22). La calotte basophile cède peu à peu sa substance à la sphère et c'est dans celle-ci que les corps expulsés dans le cytoplasme prennent leur origine. Le nucléole composé est réuni à la membrane par des tractus radiaires qui paraissent plutôt aboutir aux points garnis de chromatine (pl. IV, fig. 16). Celle-ci abandonne peu à

peu la membrane; elle disparaît du noyau, sans doute en venant fournir des aliments au nucléole au fur et à mesure de ses dépenses, et cela jusqu'à épuisement total.

Le noyau peut dégénérer suivant deux modes. Nous venons de voir le processus chromatolytique. En voici un second qui est une forme de karyorhexis. Le noyau se transforme encore totalement en matériel de sécrétion, mais il le fait par des émissions successives amenant chaque fois une brusque diminution de son volume. Il est bientôt réduit à une mince calotte (pl. VI, fig. 49) qui finit elle-même par disparaître. Somme toute, c'est à peu de chose près la répétition de ce que nous avons vu dans les cæcums de l'Arénicole.

Il n'est pas nécessaire, *a priori*, qu'il y ait ici filtration du liquide de sécrétion au travers du plateau. Les chutes cellulaires sont fréquentes et l'examen des cellules expulsées montre qu'elles sont bourrées de grains de sécrétion (pl. VII, fig. 65). La cellule emmagasinerait jusqu'à sa mort le produit de son activité qui, d'un seul coup, serait déversé avec la cellule elle-même dans la cavité intestinale.

Lorsqu'une cellule est en voie d'être expulsée, elle perd la connexion de la basale, et vient faire hernie au-dessus de l'épithélium. Les cils se détachent, la brosse se flétrit. Perdant le contact de ses voisines, soustraite alors aux compressions inégalement réparties, elle prend une forme d'équilibre en sphéroïde. C'est ainsi qu'on l'observe dans la cavité intestinale, où grâce sans doute à la persistance de l'antikinase qui la protégeait de son vivant, elle conserve longtemps son intégrité. La plus grande partie des cellules expulsées qu'on rencontre dans la lumière de l'intestin ne présentent aucune trace d'altérations pouvant être attribuées à l'action des ferments digestifs.

Le noyau des cellules expulsées est toujours en chromatolyse. Le karyorhexis paraît réservé aux cellules détruites sur place. Pour celles-là, l'excrétion doit se faire par filtration à travers la bordure. Après la dislocation du noyau, le corps cellulaire dégénère et se flétrit. Il disparaît sous la pression des éléments voisins. Sa trace per-

siste longtemps au voisinage de la basale, entre les pieds des cellules en fonction (pl. VI, fig. 49).

Généralement, les corpuscules graisseux qui encombrent les cellules à ferment de l'intestin de la Pectinaire sont volumineux (pl. IV, fig. 20-22). Il s'en trouve cependant de petits, mais ils sont isolés et toujours associés dans la même cellule à de plus gros. On ne voit pas en effet, des cellules ne contenant que de petits corpuscules. Un corpuscule doit grossir quelque temps avant qu'il s'en forme un second. Les plus volumineux résultent d'agrégations devenues chacune une individualité. On reconnaît ces corpuscules composés à leur aspect bosselé. Continuant à grossir, ces masses graisseuses se moulent dans les mailles du réseau cytoplasmique qu'elles distendent et disloquent. Elles prennent la forme de sphères, d'ovoïdes ou de corps fusoïdes (pl. IV, fig. 22).

b. Cellules a sécrétion muco-graisseuse. — Le caractère essentiel de ces éléments réside dans la présence, au voisinage du noyau, d'une grande masse ovoïde hyaline contenant un ou plusieurs corps contournés en forme de boudins (pl. IV, fig. 10). La multiplicité des corps inclus semble provenir de la division en plusieurs segments d'un corps primitif unique. Cette multiplicité est d'ailleurs souvent apparente, elle est le fait des coupes et de la forme en peloton du boudin.

L'emploi des fixateurs contenant de l'acide osmique donne à ces corps en boudin une teinte grise et toute coloration ultérieure demeure impraticable. Si, au contraire, l'acide osmique n'a pas participé à la fixation, on constate la présence de propriétés acidophiles très nettes. Les corps en boudin semblent donc constitués par un substratum plasmatique pouvant servir de véhicule à une substance qui présente vis-à-vis de l'acide osmique la réaction des corps gras.

Les cellules à sécrétion muco-graisseuse sont pyramidales. Elles reposent par leur base sur le sinus péri-intestinal. Leur sommet vient affleurer la bordure en brosse. La réduction du contact de ces cellules avec la surface epithéliale et le développement au contraire

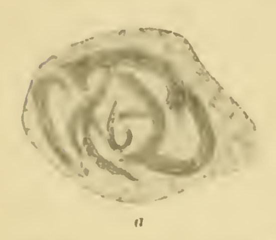
considérable de leur extrémité opposée, donnent la raison qui fait que sur les coupes, les cellules que nous considérons, paraissent presque toujours confinées entre les pieds des cellules contiguës.

Le corps contourné est d'origine nucléaire. Dans des cellules pyramidales ne présentant aucune inclusion intracytoplasmique, j'ai observé à différentes reprises, dans le noyau, un corpuscule allongé, pelotonné, teint en gris sur des préparations de matériel fixé par le mélange de Flemming. Ce corpuscule est dans le voisinage immédiat du nucléole et paraît s'en être détaché (pl. IV, fig. 14). Je représente également (pl. IV, fig. 15) le noyau d'une cellule semblable où l'expulsion vient de se produire. Dans des cellules de même forme et ne présentant pas davantage d'inclusions intracytoplasmiques, je noterai la présence dans le noyau d'une sphérule grise tenant la place du nucléole (pl. IV, fig. 13). Enfin, j'indiquerai que les noyaux des cellules à sécrétion muco-graisseuse dans lesquelles l'enclave cytoplasmique est volumineuse, sont presque toujours dépourvus de nucléole. Cet ensemble d'observations amène les conclusions suivantes : dans les cellules à sécrétion muco-graisseuse, il se différencie un nucléole imprégné de substance grasse : ce nucléole donne naissance à des productions contournées de même nature, productions qui sont émises dans le cytoplasme.

Les inclusions cytoplasmiques si particulières que je viens de signaler sont toujours situées entre le noyau et la membrane basale. Peu à peu, la masse ovoïde hyaline perd la netteté de son contour, elle devient en même temps granuleuse et semble envahir l'élément tout entier : les corps contournés se résolvent en sphérules plus facilement colorables et douées de propriétés particulièrement sidérophiles (pl. IV, fig. 12). Le noyau quitte sa position centrale, il semble glisser sur le bord de la cellule entre la masse ovoïde et la membrane cellulaire et vient s'établir latéralement contre la basale (pl. IV, fig. 11). Pendant ce déplacement, il s'est formé un nouveau nucléole aux dépens de la chromatine qui lui communique ses propriétés de colorabilité. Rien ne différencie le noyau dans sa situation

cellule de ceux des éléments à contenu fibrillaire dont nous allons maintenant nous occuper.

c. CELLULES A CONTENU FIBRILLAIRE. — Ces cellules ont la forme pyramidale des précédentes et leur disposition dans l'épithélium. Elles s'ouvrent à leur sommet dans la cavité intestinale (pl. VI, fig. 48). Le cytoplasme présente des caractères très différents suivant le niveau qu'il occupe. Vers la basale il est grumeleux et dense d'aspect. Au-dessus du noyau qui est profond et entouré d'une auréole claire, se montrent un certain nombre de faisceaux fibrillaires dont les éléments sont éminemment chromophiles. Certains de ces faisceaux forment au noyau une sorte de dôme : sur des coupes tangentielles on reconnaît leur disposition enroulée (fig. X, *a*). La partie centrale de la cellule est au contraire l'emplacement de faisceaux rectilignes longitudinaux qui se résolvent en grains à leur extrémité supérieure. La région superficielle de la cellule est occupée par une thèque étroite, formée sur les coupes de deux rangées contiguës d'alvéoles : des sections transversales démontrent que ces files d'alvéoles sont en général au nombre de cinq et qu'elles limitent une sorte de canal excréteur central (fig. X, *b*).



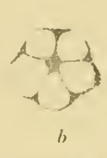


FIG. X. — *Lagis Koreni* Mgr. Coupes transversales dans une cellule à contenu fibrillaire. Flemming ; Safranine-Carmin d'indigo picrique. × 1000.
a. Coupe passant juste au-dessus du noyau.
b. Coupe dans la thèque.

Nous l'avons dit, le noyau est profond ; il est presque au contact de la membrane basale et le plus souvent dans l'un des angles de la cellule. Cette situation du noyau influe sur sa forme, elle-même vaguement aussi pyramidale. La chromatine est répartie sur toute la surface de la membrane nucléaire ; un réseau de fibrilles radiaires l'unit à un nucléole central de dimensions toujours considérables. Le nucléole présente les mêmes réactions colorantes que la chromatine

(pl. VI, fig. 38-44). A ses dépens, se développent une ou plusieurs masses moins colorables qui sont expulsées et rejetées dans le cytoplasme où elles se dissolvent. C'est à ces émissions qu'il faut attribuer la teinte foncée qui met en relief sur les préparations colorées les cellules à contenu fibrillaire (Pl. VI. fig. 49).

d. Cellules a sécrétion muqueuse. — Les cellules que je désigne ainsi sont évidemment des éléments dont l'évolution est très avancée (pl. VI, fig. 49). On les aperçoit sous différentes formes qui marquent les étapes de leur dégénérescence (fig. XI, *a*, *b*, *c*).

Elles peuvent ressembler aux éléments que nous avons examinés

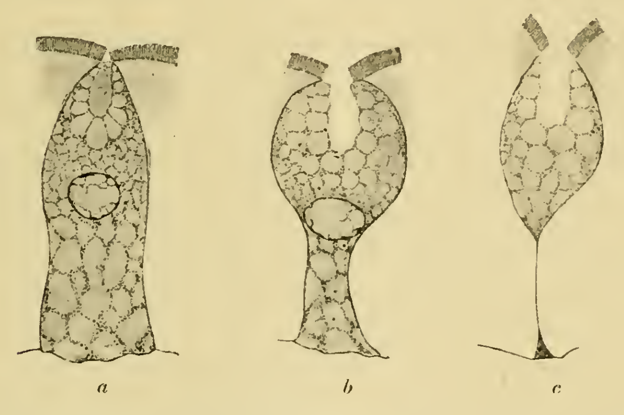


Fig. XI. — Succession des derniers stades de l'évolution d'une cellule muqueuse de l'intestin moyen de *Lagis Koreni* Mgr. × 850.

en dernier lieu, avec cette différence toutefois que leur région externe est toujours plus renflée (fig. XI. *a*). Cette dernière particularité s'accentue, la cellule devient piriforme, un simple funicule l'unit à la membrane basale (fig. XI, *b*, *c*). Enfin cette relation cesse, la cellule devient ovoïde, elle n'occupe qu'une fraction de la hauteur de l'épithélium.

La communication avec la cavité intestinale est très large : il s'est creusé dans la thèque dont les alvéoles sont plus grosses, un vaste canal intracellulaire.

Le cytoplasme réduit à un simple réseau ténu accepte énergiquement

les colorations nucléaires. Le contenu des alvéoles présente les réactions colorantes du mucus.

Le noyau en chromatolyse monte dans la cellule. Il se réduit à la membrane qu'encroûtent seulement quelques débris de chromatine. Les nucléoles font défaut.

Evidemment, ainsi que je l'ai dit plus haut, ces cellules présentent les signes certains d'une évolution avancée. Elles sont à la fin d'un cycle, cycle vital et non simple cycle d'activité ainsi que le démontrent et la disparition du noyau et la destruction imminente de tout le corps cellulaire.

Comparaison des différents éléments décrits dans la deuxième section de l'intestin moyen. — Nous mettons immédiatement à part les cellules à ferment. Ces cellules présentent en effet des caractères bien tranchés qui ne permettent pas de les confondre avec l'une quelconque des trois autres catégories d'éléments décrits. Du reste nous connaissons leur cycle complet. Les phénomènes de rénovation que j'ai antérieurement décrits (1902) s'appliquent à ces cellules ; nous avons reconnu ici le processus de leur disparition.

Les cellules des trois autres catégories, cellules à contenu muco-graisseux, cellules à contenu fibrillaire, cellules à sécrétion muqueuse présentent un caractère commun, qui d'ailleurs les différencie des cellules à ferments : elles ne contiennent jamais de corpuscules de graisse analogues à ceux qui abondent dans les cellules à ferment.

J'ai la conviction, mais il me manque quelques intermédiaires pour en donner une démonstration irréfutable, que les cellules des trois catégories que je viens d'énumérer en dernier lieu ne représentent pas autre chose que les différents aspects d'un même élément considéré à divers moments de son évolution. Alors même que l'observation ne conduirait pas à cette hypothèse, il serait nécessaire cependant de la considérer par suite de l'impossibilité de trouver des faits qui permettent de donner une autre destinée ou une origine différente aux

cellules en question. L'interprétation que je propose n'a d'ailleurs rien d'invraisemblable : les éléments que je rapproche se relient très naturellement, sans lacunes considérables. Je résume ainsi l'évolution de ces éléments : au début, expulsion nucléolaire et nucléaire d'un corps de nature graisseuse inclus dans une boule mucoïde, puis de boules basophiles. Cet ensemble d'émissions forme après transformation avec le concours du cytoplasme les faisceaux fibrillaires. Ceux-ci se résolvent en grains dans la région supérieure de la cellule dont le contenu subit en ce point la dégénérescence muqueuse. La cellule s'ouvre à son sommet et déverse dans l'intestin le produit de son activité. Elle se vide peu à peu. Le noyau épuisé par ses émissions et atteint de chromatolyse abandonne sa position profonde. La cellule perd d'ailleurs le contact de la basale. Elle se contracte contre la surface épithéliale diminuant toujours de volume, jusqu'au rejet définitif de son noyau et de ses propres derniers vestiges.

J'ai retrouvé une évolution cellulaire très semblable chez une autre Annélide sédentaire *Amphitrite Johnstoni* Mgr. Je représente un fragment de l'épithélium de l'intestin moyen de cette espèce (pl. VI, fig. 34). Ici les cellules à ferments se montrent creusées de larges vacuoles sphériques ; ces vacuoles correspondent évidemment à des inclusions graisseuses qui se sont dissoutes au cours des manipulations, l'organe ayant été fixé par le sublimé acétique. Vers la base de l'épithélium on aperçoit les grosses boules mucoïdes avec leur contenu contourné acidophile.

Troisième section de l'intestin moyen.

A la suite de l'anse rétrécie qui termine la région remontante, l'intestin continue sous la forme d'un large tube régulièrement cylindrique qui descend en droite ligne vers l'anus en traversant toute la cavité abdominale et ensuite la scaphe. Ses parois sont maintenant très minces et incolores, elles laissent apercevoir le sable qui remplit la cavité intestinale.

Le repli invaginé devient peu important (fig. XII). Il correspond à l'un des côtés de la gouttière ciliée. Les caractères histologiques de celle-ci n'ont pas varié : ce sont toujours les mêmes cellules étroites, les mêmes cils élevés et nombreux, les mêmes racines rigides disposées en cônes effilés.

A l'exception des éléments ciliés de la gouttière, les cellules qui constituent la paroi de la troisième section de l'intestin moyen sont toutes sensiblement de même forme et de structure identique, sauf cependant les différences qui proviennent du degré de leur évolution. Ce sont en général de larges cellules aplaties contenant de volumineux noyaux (pl. VI, fig. 45). Une bordure en brosse limite extérieurement ces cellules. Pour chacune d'elles quelques bâtonnets particulièrement sidérophiles supportent chacun un long cil et reposent à leur extrémité inférieure sur une grosse granulation. C'est la disposition déjà décrite dans la section précédente du tube digestif. Une seconde granulation peut exister au point de rencontre du bâtonnet et du cil, mais elle est toujours si petite qu'on la discerne difficilement.

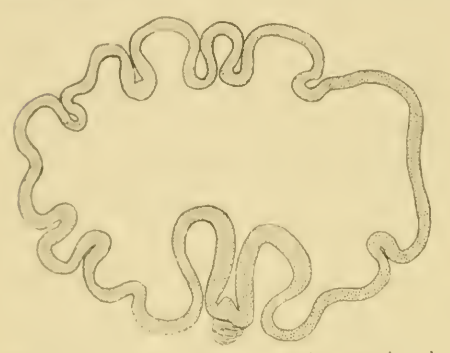


Fig. XII. — Coupe dans la dernière section de l'intestin moyen de *Lagis Koreni* Mgr. × 50.

Des « Schlussleisten » sont fortement mis en évidence avec l'hématoxyline de Heidenhain.

Je n'ai pas vu de fibrilles radiculaires spéciales à la base des bâtonnets porteurs de cils.

Le cytoplasme est constitué par un assemblage serré de fibrilles parallèles. A part une auréole périnucléaire de très fines granulations sidérophiles, il ne contient pas d'inclusions dont la constance permette de prévoir le rôle de cette région de l'intestin. Je signale en pas-

sant la présence constante d'un Sporozoaire intra-cellulaire sur lequel je reviendrai ultérieurement.

Un fait beaucoup plus important réside dans l'absence de toute concrétion, comme il en a été décrit à différentes reprises chez diverses Annélides, particulièrement par Claparède (**1868**), par Fauvel (**1897**), par Darboux (**1899**) qui les ont rattachées à des phénomènes d'excrétion urinaire.

Les noyaux ovoïdes, à grand axe souvent transversal, portent le signe de leur faible activité dans la disposition éparse de la chromatine et dans la simplicité de structure des nucléoles.

Le long de la basale de très petits noyaux se colorent presque massivement par l'hématoxyline de Heidenhain : d'épaisses applications chromatiques incrustent la membrane, un amas de gros grains occupe le centre. Ces noyaux appartiennent à des éléments qui se sont retirés vers la basale et qui vraisemblablement sont des éléments épithéliaux dégénérés.

La rénovation se fait suivant le mode habituel par voie mitotique (pl. VII, fig. 55).

L'INTESTIN POSTÉRIEUR

L'intestin postérieur est fort court : sa longueur ne dépasse pas un demi-millimètre, le quart de celle de la scaphe environ (fig. XIII).



Fig. XIII. — Coupe médiane longitudinale dans la scaphe de *Lagis Koreni* Mgr. pour montrer les relations de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur. ×25.

L'origine ectodermique de ce dernier segment du tube digestif est dévoilée par la structure de la paroi, qui, dans le voisinage immédiat de l'anus ne diffère des téguments externes que par l'absence de cellules glandulaires.

La cuticule externe se poursuit à la surface de l'épithélium de l'intestin postérieur. Elle est d'abord très épaisse, s'amincit peu à peu à mesure qu'on s'approche de l'intestin moyen, puis insensiblement fait place à la

bordure en brosse de ce dernier. La cuticule de l'intestin postérieur est recouverte d'une fine membrane particulièrement sidérophile (pl. VII, fig. 67).

La forme des cellules épithéliales subit également des modifications depuis l'anus jusqu'au point de rencontre à l'intestin moyen. D'abord étroites comme celles des téguments, elles augmentent peu à peu de largeur pour devenir cubiques dans la région moyenne du rectum (pl. VII, fig. 67) et tout à fait plates vers l'extrémité supérieure. Les noyaux sont relativement gros, presque sphériques : la chromatine est en général en petits grains, sans disposition particulièrement remarquable : les nucléoles sont peu importants.

L'anus est subterminal, un peu rejeté sur la face ventrale (fig. XIII).

CHAPITRE III

Contribution à l'étude de quelques questions de Cytologie et d'Histologie générales.

Dans le nombre considérable de questions de cytologie et d'histologie nécessairement touchées dans l'étude d'un épithélium digestif, je me bornerai à examiner la contribution qu'apporte à la connaissance de quatre d'entre elles, l'observation de l'intestin de la Pectinaire. Ces quatre questions dont chacune sera l'objet d'un paragraphe spécial, peuvent être désignées comme il suit :

Les cils.

La sécrétion.

La dégénérescence cellulaire.

La rénovation épithéliale.

On trouvera dans le chapitre réservé à l'exposé des recherches physiologiques, quelques indications touchant une autre question : celle de l'absorption.

I. LES CILS

L'examen des cellules vibratiles si nombreuses dans l'épithélium intestinal de la Pectinaire montre qu'un cil peut se décomposer dans les parties suivantes :

Le cil mobile.

Le bulbe ou granulation supérieure (souvent absent).

Le bâtonnet cilifère.

La granulation basilaire.

La racine ciliaire.

Toutes ces pièces sont connues, et, à part une seule, les expressions qui servent ici à les désigner sont familières aux histologistes. L'exception vise l'emploi de l'expression : bâtonnet cilifère. Certes, le terme n'est pas nouveau. Ce qui l'est, c'est le sens précis qui lui est attribué. Pour éviter toute confusion j'ai rejeté les expressions en partie synonymes mais trop générales de *segment intermédiaire* et de *bâtonnet basilaire* qui ont servi respectivement à Engelmann (1880) et à Frenzel (1886) pour désigner le bâtonnet porteur du cil. Trop générales, en ce sens que Engelmann et Frenzel n'ont pas distingué le bâtonnet qui porte le cil, du bâtonnet de la brosse et, par cela même, leur nomenclature se rapporte à la fois à deux éléments dont je démontrerai l'indépendance.

Toutes les cellules ciliées de l'intestin de la Pectinaire possèdent en même temps que leur revêtement vibratile, une bordure en brosse. L'existence simultanée sur un même élément de ces deux formations est un fait d'observation courante que Vignon (1902) oppose avec juste raison à l'opinion de Prenant (1899), quand ce dernier considère le plateau strié, autrement dit la bordure en brosse, comme une bordure ciliée en voie d'atrophie. Cette association démontre en effet l'indépendance respective, bien mise en relief par Vignon, des bordures en brosse et des cils. Ce sont deux appareils d'ordre différent.

Mais ces deux appareils indépendants conservent encore entre eux

pour VIGNON, une certaine relation de continuité au moins apparente : l'un porte l'autre ; c'est à l'extrémité du bâtonnet de la brosse que se dresse le cil. L'observation des éléments ciliés de l'intestin de la Pectinaire m'amène à une vue différente : les bâtonnets de la brosse se terminent librement et ce sont des bâtonnets spéciaux, les bâtonnets cilifères, qui portent les cils. La qualité de ces bâtonnets se traduit par leurs propriétés chromatiques.

Si la confusion s'est établie ainsi entre les bâtonnets de la brosse et les bâtonnets cilifères, c'est qu'on a le plus souvent à considérer des cellules dont le plateau est intégralement couvert de cils, et qu'il est alors impossible, ou du moins fort difficile, de distinguer dans la masse des bâtonnets pressés les uns contre les autres, s'il y en a qui ne portent pas de cils tandis que les autres en sont munis. Mais dès que le revêtement devient moins dense, la distinction est facile : elle a été faite dans plusieurs cas. GURWITSCH (**1901**), sans dire qu'ils sont portés sur un bâtonnet spécial, montre cependant dans l'épithélium intestinal du Lombric, les cils passant entre les bâtonnets de la bordure cuticulaire ; dans les cellules de la toile choroïdienne de la larve de Salamandre existe la même absence de continuité entre les cils et les bâtonnets de la brosse. C'est une observation semblable que fait BENDA (**1899**) dans les conduits hépatiques d'*Helix hortensis* où les cils s'intercalent entre les bâtonnets de la brosse. Je rappelle encore la disposition décrite par HOLMGREN (**1902**) dans l'intestin moyen de *Chaetoderma nitidulum* : les cils en nombre restreint pour chaque cellule traversent la cuticule striée d'une façon tout à fait indépendante des éléments de celle-ci. L'exemple offert par le « Centralgeissel » observé par MEVES (**1899**) dans le rein de la Salamandre larvaire convient aussi, mais nous en trouverons un bien meilleur encore dans la disposition découverte précisément par VIGNON (1900, 1902) lui-même, dans l'épithélium des cœcums hépatiques d'*Asterina gibbosa*. La description très minutieuse due à VIGNON nous permet de tirer grand parti de son observation. « ...Les cellules (de l'épithélium des cœcums hépatiques d'*Asterina gibbosa*), dit

Vignon, sont munies d'un cil unique, que, par analogie, avec ce qui se passe ailleurs, on peut considérer comme porté par un des bâtonnets de la brosse. Ce bâtonnet, porteur du cil, est un peu plus chromatique que ses voisins. A sa base on rencontre une magnifique granulation. »

D'une façon générale, il est plus logique, on en conviendra, de se servir pour l'analyse des phénomènes dans les cas complexes, des notions acquises par l'observation des cas élémentaires. Vignon fait l'inverse. Il applique de force, « par analogie avec ce qui se passe ailleurs » à une figure des plus simples, dont la signification pour ainsi dire saute aux yeux, une interprétation qui cadre mal, mais qu'il adopte cependant parce qu'il croit en avoir reconnu l'exactitude sur des figures dont la complexité laisse pourtant place au doute. Pour nous, le cas d'*Asterina gibbosa* suffirait seul à démontrer la nature spéciale du bâtonnet sur lequel s'insère le cil, si une démonstration plus remarquable encore n'était offerte par la Pectinaire.

Des cellules dont le plateau est entièrement couvert de cils, nous ne déduirons rien. Il en est autrement avec les cellules dites à racines ciliaires divergentes et avec les cellules à ferments.

Dans les premières, nous avons vu le plateau strié laisser en son milieu un espace libre pour le passage des bâtonnets porteurs de cils (pl. VI, fig. 37) et nous avons appelé l'attention d'abord sur les qualités particulières de chromophilie offertes par ces bâtonnets, puis sur l'absence entre eux de substance intercalaire, ou tout au moins d'une substance identique à celle qui cimente les éléments de la brosse. On le voit, cette région du plateau est absolument différente de la bordure en brosse voisine. Nous rappelons aussi les remarquables granulations basilaires étroitement localisées au pied des bâtonnets cilifères.

Les cellules à ferment et les cellules de la dernière section de l'intestin moyen présentent une disposition qui se rapproche beaucoup de celle des cœcums hépatiques d'*Asterina gibbosa*, avec

cette différence toutefois que chaque cellule est munie de plusieurs cils, au lieu de n'en posséder qu'un (pl. VI, fig. 35, 45). Mais ici aussi, le bâtonnet cilifère attire l'attention, grâce à son affinité spéciale pour les colorants basiques, et repose par son extrémité inférieure sur une granulation distincte.

Ainsi donc, de l'examen de certaines cellules ciliées de l'épithélium intestinal de *Lagis Koreni* et d'un certain nombre d'exemples que j'ai rapportés, résulte ce fait constant que, lorsqu'il peut être observé isolément, le bâtonnet cilifère se distingue toujours du bâtonnet de la brosse : ses qualités chromatiques sont différentes ; il s'insère sur une granulation spéciale. C'est un élément d'un tout autre ordre : il appartient au cil et demeure entièrement étranger à la brosse.

Granulations basilaires. — Dans le débat qui divise adversaires et partisans de la valeur centrosomatique des granulations basilaires, il n'est rien de mes observations qui permette de prendre position. Certains faits pris isolément seraient favorables à la théorie qu'ont édifiée Lenhossek (1898) et Henneguy (1898, 1898 *a*), si d'autres ne venaient immédiatement en diminuer la valeur. C'est ainsi que l'impossibilité où je me suis trouvé de découvrir un centrosome dans les cellules ciliées convient aux histologistes qui défendent la notion de la persistance de ce corpuscule et de sa représentation par les granulations basilaires : mais l'argument se trouve de suite sérieusement infirmé par le résultat également négatif de l'observation des cellules glandulaires dépourvues de cils. Ce n'est pas que je ne me sois vu en présence, et cela aussi bien dans les cellules ciliées que dans les autres, de nombreux grains sidérophiles auxquels le nom de centrosome aurait bien pu convenir, mais je ne me suis pas cru en droit de choisir parmi eux — j'aurais été d'ailleurs dans bien des cas fort embarrassé pour le faire — et j'ai observé dans la circonstance une prudence dont des histologistes autrement experts ont donné l'excellent exemple.

Nous ne serons absolument fixé sur la nature des relations qui existent entre les corpuscules centraux et les granulations basilaires

que lorsqu'on aura pu suivre les premiers pas à pas depuis la cellule en division jusqu'à la cellule adulte. J'ai tenté cette recherche sans obtenir de résultat. J'ai bien constaté la disparition des granulations basilaires dans les éléments en mitose alors que les corpuscules polaires sont présents. J'ai vu à différentes reprises dans des cas où la plaque équatoriale s'était placée dans un plan perpendiculaire à la surface épithéliale, l'axe du fuseau s'incurver lors de la reconstitution des noyaux fils de façon à donner aux centres une position superficielle (pl. VII, fig. 55), mais je n'ai jamais assisté au morcellement de ces centres en granulations basilaires et, pour quelques mitoses disposées comme je l'indique, j'en ai observé un grand nombre dont l'axe était oblique ou perpendiculaire à la surface épithéliale. Dans ce dernier cas (pl. VII, fig. 54) la position défavorable du corpuscule central inférieur est à noter.

Je ne pousserai pas plus avant l'examen des granulations basilaires comme centrosomes possibles, je me contenterai d'ajouter que leur découverte formelle chez les ciliés par Maier (**1903**), puis par Bezzenberger (**1903**), après Hoyer (**1899**) qui n'avait fait que les entrevoir, porte une grave atteinte à la théorie qui veut faire de ces granulations les représentants du centrosome, s'il est vrai que le micronucleus des Infusoires est l'équivalent du centrosome des Métazoaires.

Considérons donc maintenant la granulation basilaire uniquement comme partie intégrante de l'appareil ciliaire. Vignon déclare qu'elle peut manquer et donne à l'appui de cette affirmation, un certain nombre de figures où son absence est en effet incontestable. Dans l'intestin de la Pectinaire elle est toujours présente. Par son affinité pour les colorants nucléaires, elle se distingue des autres granulations qui peuvent exister à la limite inférieure des bordures en brosse et dont Nicolas (**1891**) a le premier signalé la présence ; elle se distingue encore de ces dernières par ses dimensions plus considérables. Pour bien faire ressortir la valeur de ce dernier caractère, je me garderai bien de comparer entre elles des granulations prises dans

diverses régions, ou même sur des cellules voisines, je considérerai uniquement la granulation d'un même élément. Les cellules pauciciliées qui nous ont servi à établir la distinction des bâtonnets cilifères et des bâtonnets de la brosse, nous rendront le même service à l'égard des deux catégories de granulations. Dans les cellules à racines ciliaires divergentes, comme dans les cellules à ferment qui portent quelques cils, les véritables granulations basilaires se font remarquer par leur volume relativement considérable et leur isolement facile, tandis que les granulations de la brosse forment une rangée à peine analysable de petits corpuscules non colorables (pl. VI, fig. 35, 37, 45).

Si l'on compare maintenant entre elles de véritables granulations basilaires prises sur divers éléments, on constate que leur importance est très variable. Les plus volumineuses se rencontrent dans les cellules de la gouttière intestinale ciliée. On en trouvera également de fort remarquables à l'origine de l'intestin moyen de *Nerine cirratulus*, là où nous avons déjà eu l'occasion de citer de gros cils massifs.

Granulations supérieures. Membrane cuticulaire. — Lorsqu'on peut l'observer, la granulation supérieure se montre au point d'insertion du cil sur le bâtonnet cilifère. C'est une formation très inconstante : à ce point de vue, elle est loin d'avoir l'importance de la granulation basilaire. Le fait qu'elle peut être présente ou faire défaut aux mêmes points d'un même épithélium mais considéré chez des individus différents, atteste le peu de valeur qu'on doit lui accorder. Les granulations supérieures ont été désignées sous le nom de bulbe par Engelmann : ce sont les boutons supérieurs de Frenzel. Vignon les a observées dans quelques épithéliums. Ce dernier auteur a fait cette remarque importante que les granulations supérieures peuvent exister, soit en même temps que les granulations basilaires, soit en l'absence de ces dernières. La seconde alternative se rapporte, il est vrai, à deux exemples, œsophage d'*Anurella*, œsophage de Triton, où les deux rangées de granulations existent simultanément mais d'une façon

inconstante, les granulations inférieures paraissant simplement plus capricieuses.

Chez la Pectinaire, les granulations supérieures s'observent quelquefois dans la région des éléments glandulaires claviformes. Elles sont constantes dans les cellules à racines ciliaires divergentes. On les rencontre souvent sur les cellules à ferment et sur les cellules de la dernière portion de l'intestin moyen. Elles sont d'ailleurs toujours très petites.

Si l'on ne discerne pas toujours les granulations supérieures sur les cellules à ferment, cela peut tenir à ce que dans cette région du tube digestif, l'épithélium présente au-dessus de la brosse, une fine membrane cuticulaire (pl, IV, fig. 21). En général, cette membrane se colore fortement, elle peut donc masquer les petites granulations qui se trouvent à son niveau. Je ne serais d'ailleurs pas opposé à considérer cette membrane comme uniquement formée par la coalescence des granulations supérieures très rapprochées.

Sur les coupes, ainsi que je l'ai dit précédemment, on constate très souvent le détachement de la membrane cuticulaire. La plupart du temps, cette séparation n'est certainement que le résultat de manipulations défectueuses, mais elle démontre aussi le peu d'adhérence de la cuticule sur le plateau.

La faiblesse de la cohésion se manifeste encore lorsqu'une cellule vieillie est expulsée de l'épithélium : la cuticule est alors soulevée, arrachée, même jusque sur les éléments voisins de la cellule déchue (pl. VII, fig. 65). L'absence de cuticule en quelques points de l'épithélium doit être attribuée à des décollements de ce genre. L'absence de cuticule entraîne naturellement l'absence de cils. Sur les fragments flottants mais présentant encore quelques points d'attache avec l'épithélium, les cils manquent aussi le plus généralement : cependant on peut encore quelquefois constater leur présence, ils sont alors flétris, en voie de disparition rapide. Et alors deux questions importantes se posent : la disparition des cils est-elle directement causée par l'exfoliation de la cuticule, ou bien leur dégénérescence précède-t-elle et

facilite-t-elle même cette exfoliation? Les cils tombés sont-ils régénérés?

Examinons les faits. Dans la deuxième section de l'intestin moyen de la Pectinaire on rencontre des cellules appartenant certainement à une même catégorie — cellules à ferment — dont les unes ont le plateau uniformément couvert de cils alors que les autres en sont dénuées ou n'en portent qu'un petit nombre, nombre d'ailleurs très variable qui peut descendre jusqu'à l'unité. On est là évidemment en présence de stades différents d'une même évolution. Mais comment devons-nous interpréter cette évolution : faut-il considérer la cellule paucicilée comme une cellule reconstituant son revêtement vibratile, ou au contraire comme une cellule dont la garniture ciliaire est en voie de disparition? C'est à cette dernière interprétation que je m'arrête, non que je veuille à l'encontre des idées de S. Mayer (1897) et de Prenant (1900) refuser à la cellule le pouvoir de se constituer à un moment donné un appareil ciliaire ou de régénérer ses cils disparus, les travaux de Hammar (1897), de Henry (1900), de Gurwitsch (1901) m'en empêcheraient, mais parce que, à côté des détails structuraux qui cadrent mal dans le cas présent avec l'existence d'une rénovation ciliaire, je trouve à cette rénovation une impossibilité matérielle.

Les détails structuraux qui me font penser que la cellule paucicilée représente plutôt un stade de la déchéance du revêtement ciliaire qu'une image de sa rénovation, sont les suivants :

D'abord on trouvera une grande ressemblance entre ce que je viens de décrire chez la Pectinaire et la dégénérescence ciliaire observée par Gurwitsch (1901) dans l'épithélium intestinal du Lombric. Mais voici qui est plus précis : les cellules entièrement couvertes de cils ne présentent qu'une cuticule à peine apparente : ce qu'on voit, c'est plutôt l'alignement des granulations supérieures qu'une véritable membrane ; c'est même cette disposition qui m'engage à trouver l'origine de la membrane cuticulaire dans la coalescence de ces granulations. Au contraire, dans les cellules à cils peu nombreux, la cuticule est très nette puisqu'on peut l'observer isolément. Nous savons d'au-

tre part que la chute de cette membrane coïncide avec le terme de l'évolution ciliaire. Ces observations démontrent d'une façon irréfutable que le stade des cils épars est postérieur au stade des cils rapprochés, il marque donc une déchéance, non un progrès, du revêtement ciliaire.

J'ai dit qu'il y avait dans le cas de l'intestin de la Pectinaire, impossibilité matérielle à une rénovation des cils. La cellule qui nous occupe en ce moment n'est pas en effet comparable à la cellule de l'épididyme chez laquelle Hammar (1897) et Henry (1899) ont assisté aux chutes et aux développements successifs des cils. Il ne s'agit pas ici d'un élément passant par des alternatives d'activité et de repos et qui peut entre deux phases de sécrétion restaurer ses brêches : chez la Pectinaire, la cellule intestinale est le siège de phénomènes complexes et continus, sécrétion de liquides digestifs, absorption des aliments, emmagasinage des réserves, dont le résultat est l'encombrement permanent et la vacuolisation intense du cytoplasme. Ce dernier, représenté par quelques travées dont l'importance va diminuant, conserve son apparence réduite jusqu'à l'expulsion, c'est-à-dire jusqu'à la mort de la cellule. Les réserves ne peuvent disparaître que par le jeûne, jeûne dont la Pectinaire n'a pas à souffrir dans son existence normale, ou par leur remplacement dans les cellules mûres par les grains de sécrétion qui gonflent ces cellules au moment de leur rejet. Il n'est donc pas d'instant où la cellule puisse procéder à un remaniement cytoplasmique et régénérer son revêtement ciliaire. On peut d'ailleurs constater que les cellules totalement ciliées sont les petits éléments, ceux qui sont au début de leur évolution et dont le cytoplasme est encore libre d'enclaves.

Est-il possible de déterminer la cause de la dégénérescence ciliaire ? Cette cause, je crois précisément la trouver dans l'encombrement du cytoplasme par les inclusions de diverses sortes et surtout dans l'amoncellement des réserves. Dans un autre chapitre, je m'efforcerai de démontrer que ces réserves sont constituées par les gros corpuscules graisseux dont est rempli l'épithélium, corpuscules auxquels on

attribue généralement un rôle digestif actif. Quelle que soit d'ailleurs la nature de ce rôle, le résultat est le même au point de vue qui nous occupe actuellement.

Chez les animaux qui viennent d'être capturés (1), ces corpuscules sont d'une abondance extrême dans l'épithélium et sont en général remarquablement volumineux. Ces masses qui se compriment elles-mêmes, déforment le noyau, distendent le réseau cytoplasmique, disloquent et font disparaître le cône radiculaire. Ce cône radiculaire n'existe intégralement que dans les cellules dont le plateau est en entier couvert de cils et dont le cytoplasme est libre de toute inclusion. Dans les cellules plus âgées qui portent encore quelques cils, un petit nombre de ceux-ci sont munis de racines, mais ces racines sont très courtes, elles se réduisent à leur région toute superficielle (pl. VII, fig. 35). La présence de cils dépourvus de racines à côté de cils en possédant encore un rudiment nous renseigne sur la marche du processus de la dégénérescence ciliaire : la disparition de la racine précède celle du cil. Mais y a-t-il là seulement deux événements successifs, l'un n'est il pas plutôt la conséquence de l'autre ? Cela paraît très vraisemblable. La destruction du cône radiculaire détruit les communications, quelle qu'en soit la nature, du cytoplasme et des cils. Isolés, ceux-ci ne peuvent plus que dégénérer et disparaître. Je sais bien que PETER (1899) a vu le mouvement vibratile continuer malgré la mutilation des racines cilaires, mais il s'agit là d'une observation faite immédiatement après la lésion et rien ne nous apprend ce que seraient devenus les cils abandonnés longtemps à eux-mêmes et mis dans l'impossibilité de réparer les blessures de leurs prolongements intra-cytoplasmiques.

Après la disparition des cils et la chute de la membrane cuticulaire, on peut se demander ce que devient le plateau strié. Il dégénère à son tour. Le plateau persiste cependant longtemps, mais il

[1] Nous verrons dans la suite que les observations d'EISIG (1887) sont contraires aux nôtres. EISIG constate l'envahissement de l'épithélium intestinal par les corpuscules uniquement chez les animaux (Capitellides) soumis au jeûne.

présente alors un aspect disloqué dû certainement en grande partie au défaut d'union des bâtonnets à leur extrémité distale, défaut d'union qui est la conséquence directe de l'exfoliation de la cuticule (pl. IV, fig. 10; pl. VI, fig. 48). En dehors des cellules en mitose, tous les éléments en place possèdent toujours une bordure en brosse. Elle ne disparaît qu'au moment de l'expulsion : c'est seulement, en effet, sur les cellules en voie de rejet hors de l'épithélium qu'on cesse de l'apercevoir. Cette disparition est réelle. Je m'explique. On pourrait croire, en effet, que le détachement de la cellule ne se faisant pas avec la même vitesse sur toutes les faces, celle-ci roule sur elle-même et ne se présente plus sur les coupes avec une orientation identique à celle des éléments voisins, et que si la bordure en brosse est invisible, cela tient uniquement à ce que le plan de section ne l'a pas rencontrée. J'ai prévu l'objection, et je me suis assuré à différentes reprises par l'examen de toute la série des coupes intéressant un élément déchu que la bordure en brosse était bien réellement absente.

Comment se fait la disparition de la bordure en brosse? C'est un point que je n'ai pu élucider. Probablement sans doute par régression progressive : c'est le processus qui semble suivi chez les Arthropodes. Certaines figures de l'intestin d'*Attagenes* et de *Timarcha* publiées par Léger et Duboscq (**1902** *b*; pl. IV, fig. 64 et pl. V, fig. 84), paraissent l'indiquer.

Puisque j'ai l'occasion de rapprocher incidemment le tube digestif de la Pectinaire de celui de quelques insectes, je ne peux m'empêcher d'attirer l'attention sur la ressemblance très remarquable qui existe entre la membrane cuticulaire décrite ici et les membranes péritrophiques des Arthropodes.

Racines ciliaires. — Claparède (**1873**) paraît être le premier observateur qui ait constaté la présence de racines ciliaires chez les Annélides polychètes ; il ne sut d'ailleurs les comprendre et les considéra comme des « cellules » destinées à faire mouvoir le cil. Il s'agissait des cils agglutinés d'*Aricia fœtida* que Gayle (**1881**) a revus et dont

il a correctement décrit et interprété les prolongements intracytoplasmiques granuleux. Des racines ciliaires ont été figurées par Jacobi (1883) dans l'épithélium cilié des téguments de *Polydora ciliata*. Chez *Notomastus*, Eisig (1887) suit les prolongements des cils de l'épithélium intestinal jusqu'au voisinage du noyau. Racovitza (1896) rencontre de tels prolongements dans les cellules vibratiles de l'organe nucal de *Chrysopetalum debile* et d'*Euphrosyne Audouini*. Chez *Ampharete Grubei*, Fauvel (1897) en signale de son côté dans les éléments de la gouttière intestinale ciliée. La disposition en cône et la chromophilie des racines ciliaires dans les mêmes éléments chez *Lagis Koreni* nous permet de reconnaître des cônes radiculaires d'Engelmann fixés d'une façon défectueuse dans les longs triangles étroits que Attems (1902) voit se colorer massivement au-dessous du plateau des cellules de la gouttière intestinale de *Scololepis fuliginosa*. Du reste, la présence de tels cônes venait d'être signalée par nous (1902) dans l'intestin de *Lagis*, par Joseph (1902) dans diverses cellules vibratiles des téguments de *Sigalion*.

L'observation de l'intestin de la Pectinaire conduit à ce résultat important que la présence de la racine ciliaire est constante dans la cellule vibratile au moins, dans une phase de son évolution, et que cette racine est inséparable du cil. La dégénérescence de l'un suit celle de l'autre, si même elle n'en est pas la conséquence directe.

Si l'on quitte la Pectinaire, cette proposition de la constance de la racine ciliaire se heurte à des exemples qui paraissent l'anéantir. Zimmermann (1898), Henry (1900) figurent ou décrivent dans l'épididyme des cellules ciliées qui seraient toujours privées de racines. Selon Ellermann (1899) les cellules intestinales de l'escargot en sont dépourvues. M. Heidenhain (1899) dans divers épithéliums intestinaux semble les assimiler aux fibrilles cytoplasmiques parallèles si fréquentes dans ces tissus ; de véritables cônes radiculaires peuvent cependant exister, suivant le même auteur. Ces diverses observations ne sont pas incompatibles avec notre manière de voir ; elles sont

faites sur des épithéliums très comparables à celui de la Pectinaire où nous avons constaté la disparition précoce des racines ciliaires dans les éléments très actifs : ce sont, en effet, ou des épithéliums digestifs, ou des épithéliums comme celui de l'épididyme, sujets à des chutes ciliaires fréquentes, c'est-à-dire des épithéliums chez lesquels les racines ciliaires ont pu passer inaperçues, grâce à une existence éphémère. Les faits rapportés par VIGNON (1902) en ce qui touche les tentacules dorsaux d'*Æolis*, les branchies et le tubercule vibratile des Tuniciers sont beaucoup plus affirmatifs. Là, les racines ciliaires paraissent faire absolument défaut. Enfin, il y a les Infusoires où elles ne sont pas connues.

Les prolongements intracytoplasmiques ciliaires qu'on observe dans l'intestin de la Pectinaire sont des fibrilles continues, d'aspect rigide, quelquefois légèrement incurvées, mais ne présentant jamais de courtes ondulations, et devenant de plus en plus fines à mesure qu'elles s'enfoncent dans la cellule. Elles sont entièrement lisses et par conséquent ne possèdent ni les nodosités signalées dans l'Anodonte par ENGELMANN (1880) et LENHOSSEK (1898), dans l'*Helix*, par BENDA (1899), ni l'aspect granuleux que CLAPARÈDE (1873) et GAULE (1881) ont observé chez *Aricia*. Les racines ciliaires ne donnent pas naissance à des branches collatérales, et dans leur parcours ne paraissent pas avoir de relation avec le cytoplasme ambiant ; leur extrémité seule peut se mettre en continuité avec les fibrilles cytoplasmiques (Diverticules cellulaires épithéliaux). Elles sont indépendantes du noyau. Ainsi que la plupart des observateurs l'ont reconnu et contrairement à l'opinion d'APATHY (1897) qui les fait alterner avec les cils, chaque racine ciliaire aboutit à une granulation basilaire, une granulation ne servant qu'à une seule racine. Sauf dans les cellules que pour cette raison j'ai désignées sous le nom de cellules à racines ciliaires divergentes, les racines ciliaires se disposent normalement en un cône plus ou moins ouvert, mais dont le sommet n'atteint jamais la basale. Je n'ai pas, par conséquent, rencontré de dispositions analogues à celles que décrivent ENGELMANN (1880) et

Apathy (1897) où le cône se prolonge en une sorte de fibre jusqu'à la paroi profonde de la cellule.

La nature du rôle des racines ciliaires a donné lieu à bien des hypothèses : pour Nussbaum (1877), les racines ciliaires contribuent au mouvement par leur contractilité : elles exercent une fonction nutritive selon Engelmann (1880), une fonction nerveuse d'après Apathy (1897); Prenant (1898-1899) imagine qu'elles « préparent chimiquement le mouvement » en puisant dans le cytoplasme les matériaux nécessaires à l'activité des cils; Peter (1899) ne leur accorde aucune participation dans la vibration ciliaire ; au contraire, Eismond (1900) et Benda (1901) en font un organe moteur. Leur présence ailleurs qu'au pied des cils, leur absence possible à la base de ceux-ci conduisent Vignon (1902) à réduire beaucoup l'importance des racines ciliaires : ce ne sont plus que des portions régularisées du réseau cytoplasmique, elles ne constituent pas un organe moteur.

De mes recherches je ne conclurai pas que la racine ciliaire possède une fonction nutritive, nerveuse ou motrice, mais je déduirai qu'elle est nécessaire à l'existence du cil puisque sa disparition est suivie de la dégénérescence de ce dernier. Du fait aussi que les racines ciliaires présentent un maximum de développement dans les éléments de la gouttière intestinale, éléments qui ne sont ni des appareils de sécrétion, ni des appareils d'absorption et dont le rôle paraît étroitement confiné à la production de courants dans la cavité digestive, je déduirai encore ceci, que l'importance massive des racines ciliaires est en relation directe avec l'activité de la partie mobile de l'appareil vibratile, c'est-à-dire avec l'activité du cil proprement dit.

A côté des racines ciliaires, d'autres productions fibrillaires en connexion avec la surface épithéliale existent dans les cellules intestinales de la Pectinaire. Il y a d'abord les stries qui prolongent dans le cytoplasme d'une longueur égale à eux-mêmes les bâtonnets de la bordure en brosse. C'est là une différenciation cytoplasmique bien connue et qui paraît ici très constante. On rencontre encore

dans certaines cellules — dans les cellules à racines ciliaires divergentes, — à la base de la brosse de longues fibrilles qu'il est intéressant de comparer aux prolongements intra-cytoplasmiques des cils. La comparaison est rendue possible, ou du moins fournit des résultats valables, par ce fait que les cellules dans lesquelles s'observent les fibrilles dont nous parlons contiennent également de véritables racines ciliaires. Comme chaque fois qu'il nous a été donné de rapprocher des pièces de l'appareil ciliaire, des productions pouvant leur correspondre dans la bordure en brosse et ses dépendances, nous trouvons ici encore les mêmes caractères différenciels : dimensions réduites, absence de chromophilie pour les fibrilles se rattachant au plateau. La présence possible au-dessous des brosses de semblables fibrilles qu'on peut interpréter comme des racines ciliaires en voie de régression, fournit à Prenant (1899) un argument de plus pour considérer les plateaux striés comme des appareils vibratiles en atrophie.

II. LA SÉCRÉTION

Le rôle du noyau dans l'élaboration du matériel de sécrétion est maintenant généralement admis. La discussion porte uniquement sur l'importance de la part qu'il prend à cette élaboration.

En dehors de la théorie, soutenue par Cade (1901), approuvée par Labbé (1903), qui n'accorde au noyau de la cellule glandulaire qu'une sorte d'action excitatrice en rapport avec sa teneur en chromatine, on peut considérer deux modes principaux dans la participation nucléaire aux phénomènes de la sécrétion. Ou bien l'action est directe, le noyau entier ou plus simplement une partie de sa substance dégénère et se transforme en matériel sécrétoire ; ou bien un intermédiaire est nécessaire, les corps paranucléaires et les formations ergastoplasmiques en tiennent lieu.

La description des différents éléments glandulaires que nous avons rencontrés dans l'intestin de la Pectinaire, ou de diverses autres Annélides polychètes mettent en relief le rôle fondamental du noyau

dans les phénomènes initiaux de la sécrétion. On y a vu une intervention de la chromatine autrement effective, autrement directe, que celle qui consiste à la présenter comme un matériel nutritif de réserve permettant à la cellule glandulaire de déployer toute son activité dans un but uniquement sécréteur. Je résumerai dans deux paragraphes distincts d'abord les faits de participation nucléaire directe à la sécrétion, ensuite les observations de formations assimilables à l'ergastoplasme.

Participations nucléaires directes a l'élaboration des produits de sécrétion. — Dans la cellule intestinale de la Pectinaire, quelle que soit la région où on l'observe, la contribution du noyau à l'élaboration du matériel de sécrétion amène infailliblement la dégénérescence nucléaire totale. Sans doute, le noyau ne parvient pas d'un seul trait au terme de son évolution, mais par à-coups que représentent des émissions de substance nucléaire, sans toutefois qu'entre deux émissions successives, un remaniement de la chromatine ou du cytoplasme puisse nous conduire à reconnaître la présence dans un même élément d'une série de cycles sécrétoires. Le noyau expulse au fur et à mesure qu'ils se produisent les résultats de la transformation continue de son contenu et cela jusqu'à épuisement complet. Le noyau disparaît alors soit par dissolution de ses vestiges dans le cytoplasme dégénérant, soit qu'il accompagne dans leur rejet au dehors les dernières traces de sécrétion, soit enfin que son expulsion coïncide avec celle de la cellule qui le contient.

L'intestin des Polychètes, en généralisant les résultats fournis par *Lagis Koreni* et quelques autres espèces, n'offriraient donc que des exemples de sécrétion holocrine. Ceci est conforme aux vues de Frenzel (1891), qui, de ses nombreuses recherches dans les différents groupes, tire cette conclusion importante : chez les Invertébrés, l'activité sécrétoire provoque inévitablement la mort de la cellule glandulaire.

Les figures de sécrétions dont nous avons eu à nous occuper au cours de la description de l'intestin de la Pectinaire mettent toutes

directement en cause la chromatine du noyau. C'est elle qui par la cession continue de sa substance au nucléole permet à ce dernier de devenir le principal agent de l'élaboration glandulaire.

Cette importance du nucléole dans les processus sécrétoires a été successivement mise en lumière, depuis quelques années, pour un grand nombre d'organes. Dans la littérature relative à la sécrétion, la liste des travaux dont les auteurs confie un rôle actif au nucléole, tient une place de plus en plus considérable. Je ne ferai pas l'historique de la question, ce ne pourrait être que la répétition de l'exposé suffisamment complet que vient d'en faire Launoy (1903). Je citerai seulement un récent mémoire de Rohde (1903) d'abord parce que Launoy n'en a pas connaissance — la publication des mémoires de Launoy et de Rohde a dû se faire en même temps — mais surtout parce qu'il contient une affirmation à laquelle je ne peux souscrire. Les observations de Rohde l'ont conduit à reconnaître une importance considérable aux nucléoles, une importance telle qu'à ses yeux, les nucléoles possèdent dans la cellule une valeur égale à celle du noyau d'une part, du cytoplasme de l'autre. L'étude des phénomènes sécrétoires met certainement en relief le rôle du nucléole, mais elle montre aussi que l'origine de ce dernier, au moins dans les cellules glandulaires empêche de le considérer comme équivalant en importance au noyau. Le nucléole dans la cellule glandulaire, et je parle du nucléole vrai, fait une apparition tardive, bien après la reconstitution du noyau; il naît d'une différenciation de la susbtance nucléaire et ne représente, il me semble, qu'une phase — phase très initiale — de sa dégénérescence. Il me paraît impossible d'admettre qu'un corps qui n'est qu'une manifestation de la dégénérescence de l'un des composants de la cellule puisse se voir attribuer une valeur égale à ce composant lui-même.

Dans la cellule indifférente le nucléole vrai persiste longtemps : dans la cellule glandulaire la cession de substance chromatique au nucléole précipite la dégénérescence de ce dernier, en provoquant sa transformation totale, progressive ou brusque, en produits de sécrétion.

Au cours de ce travail nous avons déjà eu l'occasion à plusieurs reprises de schématiser les phénomènes initiaux de la sécrétion dans des éléments glandulaires différents de l'intestin de plusieurs Annélides. Nous avons retrouvé partout le même processus : attraction de la chromatine par la membrane nucléaire d'une part, par le nucléole de l'autre; présence d'un réseau radiaire unissant le nucléole à la membrane et sur lequel la chromatine périphérique semble cheminer pour se diriger vers le nucléole; formation aux dépens du nucléole et de la chromatine qui lui est associée de corps rejetés dans le cytoplasme. Ces corps rejetés dans le cytoplasme, peuvent présenter différentes formes, ou bien ce sont des formations homogènes (sphérules chromatiques) ou bien ce sont ces associations simulant des noyaux bien connues sous le nom de « Nebenkerne » que GAULE (1881), NUSBAUM (1882) leur ont imposé et qui ont été étudiées par un grand nombre d'observateurs OGATA, PLATNER, LUKJANOW, STEINHAUS, NICOLAIDES et MELISSINOS, NICOLAS, VER EECKE, LAGUESSE, VIGIER, LÉGER et DUBOSCQ, LAUNOY, etc. Ces émissions nucléaires composées sont elles-mêmes de deux sortes : elles sont entourées d'une membrane et on doit les considérer comme un fragment même du noyau ; elles sont dépourvues de membrane, ce sont des formations élaborées à l'intérieur du noyau et expulsées sans accompagnement de substance nucléaire non transformée.

Nous avons vu que dans certaines cellules de l'intestin moyen de la Pectinaire, le noyau peut renfermer une substance voisine de la graisse. Cette substance est localisée d'abord dans le nucléole. Je n'ai pu déterminer ni son origine, ni sa nature exacte. Elle réduit l'acide osmique et prend à la suite de cette réduction une teinte grise qu'elle communique aux corps qui la supportent, nucléole ou plasmosomes rejetés dans le cytoplasme. Elle est soluble dans l'alcool et les essences. Quelle est le rôle de cette sécrétion ? La cellule où on l'observe se différencie en élément muqueux : peut-être faut-il voir dans la production de la substance qui nous retient en ce moment, production limitée à une période précoce de l'activité cellulaire, une

sorte d'élaboration de matériel nutritif destiné au développement de la cellule elle-même.

Inclusions fibrillaires intracytoplasmiques comparables aux formations ergastoplasmiques. — Garnier (1897, 1900), à qui l'on doit l'introduction dans l'histologie de la notion de l'ergastoplasme, rapproche de ses propres observations les descriptions plus anciennes de productions filamenteuses basales qu'ont données Eberth et Muller (1892), Ver Eecke (1895), Mouret (1895), Solger (1896), Henneguy (1896), Schaffer (1897), Bensley (1898), Kolossow (1898), M. et P. Bouin (1898). Adopté par Prenant (1898-1899), qui lui reconnaît la valeur dans les cellules glandulaires des mitochondria de Benda (1899), l'ergastoplasme a été revu par de nombreux auteurs Théohari (1899), Laguesse (1899), Regaud et Policard (1901), Cade (1901), Limon (1902), Launoy (1902), Vignon (1902), Conte et Vaney (1903), etc.

Dans l'épithélium intestinal de la Pectinaire, on ne saurait rapprocher de l'ergastoplasme de Garnier que les faisceaux fibrillaires observés dans les cellules muqueuses de la deuxième section de l'intestin moyen. Ces faisceaux occupent toute la partie moyenne de la cellule. D'abord pelotonnés ils forment une sorte de voûte au-dessus du noyau, puis s'orientent ensuite parallèlement au grand axe de la cellule. Par leur situation intermédiaire entre le noyau et la surface épithéliale ces filaments rappellent les formations fibrillaires que M. Heidenhain (1899 *a*) a décrites dans les cellules épithéliales de l'intestin de la Grenouille et que cet auteur compare à l'ergastoplasme de Garnier, mais qui pour Prenant et Garnier lui-même correspondraient aux racines ciliaires.

Les faisceaux fibrillaires de la Pectinaire concourent certainement à l'élaboration du matériel de sécrétion : nous les avons vus se transformer en grains dans la région voisine de la thèque. Ils n'ont donc aucun rapport avec les racines ciliaires. Nous leur avons de plus accordé une origine nucléaire, ce qui interdit encore le rapprochement avec les prolongements intracytoplasmiques des cils, mais d'un autre côté cadre bien avec les observations de Conte et Vaney

(1903). Dans la cellule trachéale d'Œstre, Conte et Vaney ont démontré l'origine chromatique des formations considérées par Prenant (1900 *a*) comme du protoplasma supérieur, comme de l'ergastoplasme.

De ces considérations d'origine, d'aspect, de rôle, auxquelles il faut encore ajouter les propriétés chromophiles, résulte la possibilité de rattacher à l'ergastoplasme, les formations fibrillaires colorables que nous avons décrites dans certaines cellules muqueuses de l'intestin de la Pectinaire.

III. LA DÉGÉNÉRESCENCE CELLULAIRE

Dans un épithélium dont la presque totalité des éléments est différenciée en éléments glandulaires du type holocrine, l'étude de la dégénérescence cellulaire se confond intimement avec celle de la sécrétion elle-même. Les divers processus sécrétoires que nous avons eus à définir nous ont amenés en effet, à envisager à différentes reprises des phénomènes de dégénérescence. Ces phénomènes de dégénérescence nous les avons surtout notés dans l'évolution du noyau parce qu'ils y sont plus facilement visibles.

Pour éviter les répétitions inutiles, je rappellerai seulement à cette place un certain nombre de nos observations sans entrer dans les détails qui ont été donnés dans le chapitre II.

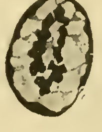
Des phénomènes de chromatolyse ont été décrits chez la Pectinaire, dans les cellules à ferment, dans les diverticules cellulaires épithéliaux, dans les éléments à formations ergastoplasmiques ; chez l'Arénicole, dans les deux grands cœcums de l'intestin. La chromatolyse peut être le résultat de l'émission soit de volumineuses hyalosphères avec enclave chromatique (diverticules cellulaires épithéliaux), soit de sphérules isolées (cellules à ferment).

La karyolise peut être amenée par un autre mode de dégénérescence nucléaire, le karyorhexis : nous en avons trouvé de nombreux exemples dans les cellules claviformes du début de l'intestin moyen de la Pectinaire (pl. IV, fig. 4-9).

Le noyau peut encore se fragmenter et diminuer ainsi peu à peu de volume jusqu'à disparition totale, les morceaux détachés dégénérant séparément pour leur propre compte (pl. V, fig. 29). Il ne s'agit pas là de phénomènes d'amitoses, les scissions sont très irrégulières et le noyau initial garde la trace, dans sa forme, de ses multiples mutilations.

Dans les cellules claviformes de la Pectinaire exceptionnellement (pl. IV, fig. 3), toujours dans les éléments analogues de l'Arénicole (pl. V, fig. 33), la karyolise est précédée de pycnose. Je reviendrai tout à l'heure sur ce cas. Ce sont aussi des manifestations de dégénérescence pycnotique qui s'observent dans un grand nombre de cellules basales dont nous aurons à nous occuper dans le paragraphe suivant (pl. VI, fig. 45).

Je reviens aux élements claviformes de l'intestin de l'Arénicole. On se rappelle l'évolution du noyau. La chromatine se rassemble en gros grains suivant le grand axe de ce dernier et forme d'abord une sorte d'anneau allongé. La condensation se poursuivant, il en résulte la production d'un bâtonnet chromatique compact (pl. V, fig. 33). La membrane se contracte d'abord autour de ce bâtonnet, puis disparaît. A son tour le bâtonnet est détruit par résolution progessive dans le cytoplasme.


a


b

Fig. XIV. — Degénérescences nucléaires. Sublimé acétique ; Hématoxyline de Heidenhain. × 1.000.
a. Intestin moyen de *Lipephile cultrifera* Gr.
b. Intestin moyen d'*Amphitrite Johnstoni* Mgr.

Ce mode de dégénérescence nucléaire, qui doit être rattaché à la dégénérescence pycnotique est très fréquent dans l'intestin des Polychètes. J'en ai observé de nombreux cas. Je donne deux figures qui s'y rapportent : l'une (fig. XIV, *a*) est empruntée à *Lipephile cultrifera*, l'autre (fig. XIV, *b*) à *Amphitrite Johnstoni*.

Dans l'épithélium intestinal de différentes Annélides je noterai encore la présence de figures de dégénérescence très semblables à celles que Léger et Duboscq (1900 *a*, 1902 *b*) ont rencontrées chez le Grillon, le Blaps, la Scolopendre, le *Caloptenus* et dont ils montrent

l'analogie avec les formations mucinoïdes décrites dans l'intestin des Vertébrés par Lukjanow (1887), Steinhaus (1888) et Nicolas (1891) et avec les enclaves interprétées comme phagocytes dégénérés par R. Heidenhain (1888) et M. Heidenhain (1890). Ces figures de dégénérescence sont particulièrement abondantes dans l'intestin moyen d'*Audouinia tentaculata*. Ce sont de grosses boules hyalines avec enclaves chromatiques. Les enclaves chromatiques peuvent se présenter sous la forme de sphérules isolées, ou s'agencer en pseudo noyau (fig. XV, *b*) Il peut n'exister qu'un seul grain, il est alors en général volumineux (fig. XV, *a*, *c*, *d*). Le plus souvent, il y en a plusieurs (fig. XV, *e*, *d*). La chromophilie des grains est variable, les uns se colorent d'une

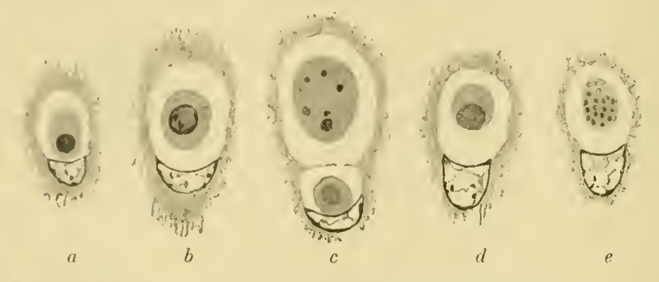


Fig. XV. — Figures de dégénérescence dans l'intestin moyen d'*Audouinia tentaculata* Mont. Sublimé acétique ; Hématoxyline d'Ehrlich. × 850.

façon intense, d'autres résistent davantage aux teintures. Les grains peuvent aussi ne pas exister et être remplacés par des vacuoles.

Ces boules hyalines sont toujours associées à un noyau, le plus souvent réduit à une simple calotte. Cette disposition démontre leur origine nucléaire et les sépare nettement des hyalosphères avec enclave chromatique très semblables d'aspect que nous avons observées dans les diverticules épithéliaux. L'expulsion de ces hyalosphères ne modifie pas la forme du noyau, celui-ci cède de sa substance sans que sa membrane soit entamée. Ici, au contraire, il y a mutilation nucléaire, la forme et le volume du noyau sont modifiés à chaque émission (fig. XV).

Les cellules dont la dégénérescence affecte la forme que je viens

d'indiquer s'isolent dans l'épithélium. Elles perdent le contact de la basale et de la bordure en brosse. Le cytoplasme se contracte autour du noyau et de ses dépendances ; l'élément devient ovoïde. Je ne pense pas qu'il soit jamais englobé par un autre élément, comme cela se passe chez les Arthropodes qu'ont étudiés Léger et Duboscq. Si avancé que soit le degré de dégénérescence, la cellule qui en est atteinte conserve son individualité. Je ne sais quelle est l'issue de cette dégénérescence, mais j'attribue à des cellules qui l'ont subie intégralement la production fréquente de lacunes ovales dans la région de l'épithélium où le processus s'observe.

Enfin j'appellerai l'attention sur un cas d'hypertrophies nucléaire et nucléolaire extrêmement remarquable que j'ai observé dans ce même intestin de Pectinaire dont j'ai déjà eu à mentionner les particularités (Diverticules cellulaires épithéliaux).

Les noyaux dont il s'agit (pl. IV, fig. 18. 19), appartiennent à des cellules à ferment. Ils sont répartis isolément dans l'épithélium, sans que les noyaux voisins de chacun d'eux paraissent devoir subir une semblable transformation. Ils peuvent acquérir une taille considérable : alors que le grand axe des noyaux normaux oscille entre 8 et 10 μ, celui des noyaux hypertrophiés atteint parfois 40 μ. A cet état, le noyau remplit complètement l'élément qui le contient (pl. IV, fig. 18).

La chromatine des noyaux hypertrophiés est rassemblée en grains très fins sur la membrane nucléaire et sur le nucléole. Ce dernier d'un volume énorme (le grand axe peut dépasser 25 μ) différencie dans sa masse de gros plasmosomes sphériques ou ovoïdes qui sont rejetés d'abord dans le noyau, dans le cytoplasme ensuite (pl. IV, fig. 19), s'il existe toutefois encore dans la cellule un espace cytoplasmique.

Comme celui du noyau, le volume du nucléole augmente constamment, il augmente même plus longtemps, car, de même que le noyau parvient à occuper tout le corps cellulaire, de même le nucléole arrive à remplir tout l'espace nucléaire. A ce stade, l'élaboration de

plasmosomes semble cesser. L'appareil nucléo-nucléolaire se présente alors sous la forme d'une enclave épithéliale homogène très fortement colorable.

Quelle est l'origine de ces dégénérescences nucléaires hypertrophiques ? Leur présence dans un seul intestin me les fait considérer comme des productions exceptionnelles d'ordre pathologique.

IV. *LA RÉNOVATION DE L'ÉPITHÉLIUM*

J'ai fait connaître dans ce même recueil (**1902**) le mode de rénovation qu'affecte l'épithélium intestinal de la Pectinaire. J'ai dit que cette rénovation se fait par voie mitotique et j'ai indiqué la situation toute superficielle des noyaux en division. Puis, observant un processus analogue chez trois autres Annélides polychètes, j'ai annoncé qu'on doit se trouver en présence d'une règle générale pour tout le groupe. Depuis, j'ai poursuivi des recherches sur le même sujet, j'ai examiné un plus grand nombre d'espèces, la présence de mitoses superficielles dans l'épithélium intestinal s'est dégagée comme un fait constant. L'énumération des espèces étudiées n'est pas inutile, la voici :

Marphysea sanguinea Mont.
Lipephile cultrifera Gr.
Nereilepas fucata Sav.
Nephthys sp ?
Phyllodoce groenlendica Œrst.
Dodecaceria concharum Œrst.
Audouinia tentaculata Mont.
Nerine cirratulus Clap.
Flabelligera affinis Sars.
Stylarioïdes plumosa O.-F. Müll.
Arenicola marina L.
Lagis Koreni Mgr.
Amphitrite Edwardsii. Qf.
Amphitrite gracilis Gr.
Amphitrite Johnstoni Mgr.

Lanice conchilega Pall.
Polymnia nebulosa Mont.
Pomatoceros triqueter L.

Cette liste contient, on le remarquera, des représentants de plusieurs familles. En choisissant ainsi des exemples dans les principaux groupes d'Annélides, j'ai cherché à accuser davantage la généralité du processus de rénovation épithéliale que présente l'intestin. J'ajouterai que j'ai également observé des mitoses superficielles dans l'intestin du Lombric[1].

Lorsqu'une cellule doit se diviser dans l'épithélium intestinal de la Pectinaire, son cytoplasme reflue vers la cavité intestinale en acquérant des caractères spéciaux. Ce mouvement provoque l'amincissement de la région basale de la cellule qui se pédiculise de plus en plus (pl. VII, fig. 51). Bientôt toute connexion avec la membrane basale disparaît. Le noyau entraîné par le cytoplasme est devenu superficiel. La cellule se présente alors sous la forme d'un petit élément sphérique ou ovoïde tangent à la surface épithéliale (pl. VII, fig. 52). Le cytoplasme est devenu transparent, il a perdu toute affinité pour les colorants. Le noyau présente tous les symptômes d'une division indirecte prochaine ; la chromatine se répartit régulièrement en grains égaux sur le réseau de linine ; un spirème se forme. L'orientation du fuseau est loin de présenter une disposition constante : le plus souvent, le plan de la plaque équatoriale est perpendiculaire à la surface libre de l'épithélium (pl. IV, fig. 1 ; pl. VII, 52), mais il peut lui être parallèle (pl. VII, fig. 54), comme il peut présenter aussi toutes les positions intermédiaires (pl. VII, fig. 53). Les corpuscules polaires sont souvent visibles. On sait que Zimmermann (**1898**) attribue à la position superficielle des centrosomes dans les cellules épithéliales au repos, la situation généralement superficielle aussi des noyaux en division mitotique. Il y aurait une sorte d'attraction du noyau par le microcentre dans la période précédant

[1] Wera Polowzow (**1903**) vient également d'en signaler.

immédiatement la division. Dans une figure que j'ai déjà eu l'occasion de citer (pl. VII, fig. 55) et qui représente les premiers phénomènes de la constitution des noyaux-fils, on voit l'axe du fuseau se tordre comme pour ramener les centrosomes vers la surface. J'ai dit combien il serait téméraire de déduire quoi que ce soit de cette image puisqu'elle n'offre rien de général : on peut, en effet, observer des cas où le plan de segmentation est parallèle à la surface épithéliale, les noyaux se reconstituant exactement l'un au-dessous de l'autre ; là, le centrosome de la cellule inférieure, en dehors du chemin rectiligne à parcourir pour rejoindre la surface, doit effectuer une rotation de 180°, s'il lui faut occuper une situation intermédiaire entre le plateau et le noyau.

Sur des préparations favorables (pl. VII, fig. 52), on constate très nettement l'incurvation des fibres des asters. Ces fibres se réfléchissent le long de la membrane cellulaire.

Dans la cellule en division, la membrane est au contact même de la cavité intestinale. Elle ne porte ni granulations basilaires, ni bordure en brosse, ni cils vibratiles. C'est une disposition très générale. Chez l'Arénicole, dans les régions de l'intestin recouvertes par une épaisse cuticule, cette cuticule disparaît au contact des éléments en mitose (pl. VII, fig. 68), mais seulement sur un espace très limité étroitement réduit au point de tangence. Si le plan de section ne passe pas exactement par ce point, la cuticule paraît subsister au contact de l'élément en division, c'est ce qu'on observe dans la figure 33 de la planche V. Un déplacement extrêmement faible du plan de coupe aurait montré l'interruption de la cuticule, interruption dont j'ai rencontré maints exemples.

Les deux cellules issues d'une même mitose peuvent se diviser immédiatement à leur tour d'après le même mode. Suivant l'orientation du plan de segmentation primitif, les deux nouvelles mitoses sont côte à côte (pl. VII, fig. 53), superposées (pl. VII, fig. 54) ou dans une position intermédiaire. De ces divisions successives résulte la formation de faisceaux de jeunes éléments qui s'enfoncent dans

l'épithélium (pl. VII, fig. 58) et aident, par leur développement, à l'expulsion des cellules usées. De semblables faisceaux de jeunes éléments ont été signalés par quelques observateurs et généralement interprétés comme formés d'éléments de remplacement. Mais bien plus nombreux sont ceux qui ont reconnu le pouvoir régénérateur à de petites cellules basales triangulaires, logées entre les pieds des grands éléments épithéliaux. La notion de cellules basales rénovatrices est opposée à la théorie que je soutiens, et bien que cette théorie s'appuie sur des faits certains d'observation, je dois cependant m'expliquer au sujet des cellules basales et de leur prétendu rôle rénovateur.

Les cellules basales s'observent fréquemment ; j'en ai représenté dans différents épithéliums (pl. IV, fig. 2 ; pl. VI, fig. 34, 45, 49 ; pl. VII, fig. 60, 62, 64) ; mais il s'en faut que beaucoup correspondent véritablement à des cellules basales. Tout élément pyramidal dont le sommet est dirigé vers la surface épithéliale et vient y affleurer sur un espace très faible, donnera dans une série de coupes, toute une suite de pseudo-cellules basales tant que le plan de section ne passera pas par le sommet. C'est ce qui arrive pour un certain nombre des figures que je donne (pl. IV, fig. 2, cellules claviformes ; fig. 10 et 11, cellules à inclusion mucinoïde ; pl. V, fig. 33, cellules claviformes ; pl. VI, fig. 34, cellules muqueuses ; fig. 49, cellules à formations ergastoplasmiques et cellules à inclusion mucinoïde). Mais à côté de ces cellules basales artificielles, il y en a de véritables, et celles-là, ce sont toujours des éléments en dégénérescence.

Dans l'intestin de la Pectinaire (pl. VI, fig. 49), les cellules basales contiennent des noyaux épuisés par l'émission des plasmosomes qui sont encore à leur contact : ce ne sont pas là des éléments de remplacement. Ailleurs, chez l'Amphitrite (pl. VII, fig. 62, 64), les noyaux basaux fortement chromatiques montrent un ensemble de caractères qui définissent la dégénérescence nucléaire : encroûtement de la membrane, rassemblement central de la chromatine en gros blocs. Je

cite ces deux exemples, je pourrais en citer davantage. Partout où j'ai examiné des cellules basales, loin de trouver ces caractères embryonnaires qui doivent se rencontrer dans des cellules de remplacement, j'ai vu des éléments usés, déchus, dont le noyau même quelquefois pouvait n'être plus représenté que par un simple fragment.

La multiplication cellulaire ne s'opère pas en des régions spéciales de l'épithélium. On peut l'observer en tous les points : la dissémination sans aucun ordre de jeunes éléments intercalés entre des cellules en fonction le prouve. Mais alors une question se pose : puisque nous établissons que la cellule en fonction marche inéluctablement vers la dégénérescence et la mort, existe-t-il donc des éléments spéciaux chargés d'assurer le remplacement des cellules disparues? Nous pensons que parmi les éléments issus d'un même foyer de multiplication, certains évolueront pour devenir des cellules digestives sécrétrices ou absorbantes, des trophocytes, tandis que d'autres — un seul peut-être — reconnaissables à la persistance des caractères embryonnaires, seront chargés de la production de nouveaux faisceaux de jeunes éléments où la même sélection s'opèrera. Cette manière de voir ne nous est pas particulière. Elle a été soutenue par Heymons (**1901**), par Léger et Duboscq (**1902** *b*). Pour ces auteurs, le noyau du trophocyte s'usant dans les phénomènes de sécrétion, devient inapte à la reproduction indirecte. Dans notre cas particulier, où nous avons montré que toute élaboration de matériel sécrétoire se fait primitivement aux dépens de la chromatine nucléaire, la cause de cette inaptitude devient remarquablement évidente. Mais nous pouvons ici faire mieux que de donner une démonstration par présomption ; la persistance de l'indifférenciation pour certains éléments se prouve autrement que par la simple considération de la nécessité de cette persistance. Ces éléments, conservant tous les caractères de cellules indifférenciées, nous les avons vus. En effet, étant donné le mode de rénovation observé, le nombre des éléments constituant un foyer

de multiplication ne peut être inférieur à deux [1]. Or, la présence d'un seul élément indifférencié, perdu au milieu des cellules franchement transformées en trophocytes, s'observe constamment (pl. VII, fig. 50). Cette disposition ne peut s'expliquer que si l'on admet que toutes les cellules issues d'une même crise de multiplication ont évolué, sauf une, vers le type trophocyte. J'ai représenté un élément isolé indifférencié s'apprêtant à la division (pl. VII, fig. 51). Cette image achève la démonstration.

Il résulte de ce qui précède que l'épithélium intestinal de la Pectinaire comprend deux catégories de cellules : 1° des cellules digestives, sécrétrices et absorbantes, 2° des cellules rénovatrices, et l'on fera cette remarque intéressante que ces dernières seules se succèdent en ligne directe.

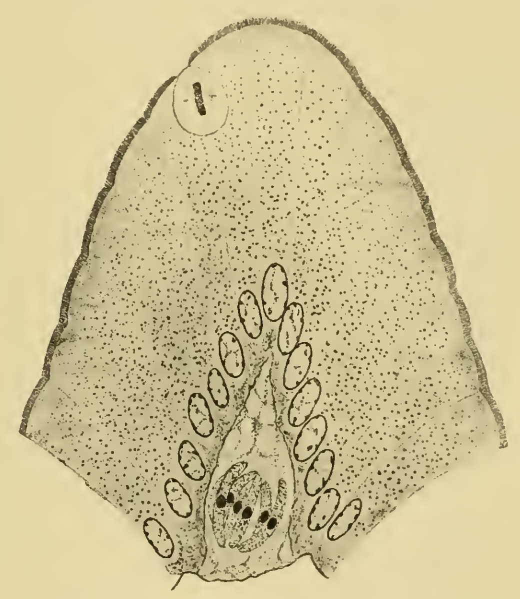


Fig. XVI. — Cellule de rénovation dans l'intestin moyen d'*Audouinia tentaculata* Mont. Sublimé acétique ; Hématoxyline d'Ehrlich. × 500.

J'ai constaté, ai-je dit, qu'un grand nombre d'Annélides polychètes présentent le même processus de rénovation des cellules épithéliales de l'intestin. Je donne quelques figures à l'appui de cette affirmation. Le choix de ces exemples n'a pas été abandonné au hasard, chacun d'eux se fait remarquer par quelque particularité intéressante. Chez *Amphitrite Johnstoni* (pl. VII,

[1] Je pense même que ce nombre est forcément pair. Pour qu'il ne le soit pas, il faudrait que l'une des cellules issues d'une même mitose continuât seule à se diviser. Or, je n'ai jamais observé ce cas. Chaque fois que j'ai rencontré des successions de mitoses, j'ai toujours vu les cellules de même âge se diviser en même temps.

fig. 59, 64), la division indirecte s'accompagne de phénomènes d'amitose dont nous aurons à parler un peu plus loin. Dans les cæcums intestinaux d'*Arenicola marina*, VIGNON (1902) pense que la rénovation nucléaire se fait par division directe, je montre (pl. VII, fig. 66, 68, 69) qu'elle suit la règle générale. Enfin, les deux figures XVI et XVII, empruntées à des épithéliums très élevés pris respectivement chez *Audouinia tentaculata* et *Lipephile cultrifera*, montrent le chemin considérable que doivent parcourir quelquefois les noyaux avant de se diviser.



FIG. XVII. — Cellules de renovation dans l'intestin moyen de *Lipephile cultrifera* Gr. Sublimé acétique ; Hématoxyline de Heidenhain. × 500.

Enfin, voici pour terminer cette partie descriptive une remarque générale qui s'applique à toutes les espèces étudiées. Il existe dans l'intestin une relation constante entre l'abondance des mitoses et l'activité digestive. Les régions pauvres en éléments sécréteurs sont celles qui montrent le moins de cellules en division, exemple : l'œsophage de la Pectinaire. Au contraire, les régions qui sont le siège d'une sécrétion intense s'usent rapidement, d'où nécessité de remplacements continuels et multiplicité des éléments en division ; chez la Pectinaire, les diverticules cellulaires épithéliaux, les régions des cellules à ferment et des cellules claviformes sont les points où le nombre des multiplications cellulaires est le plus considérable. Des observations semblables peuvent être faites chez les autres Polychètes étudiées.

En résumé, nous avons établi que chez *Lagis Koreni* et un grand nombre de Polychètes, la rénovation de l'épithélium intestinal se fait par divisions indirectes d'éléments épithéliaux préexistants. Ceci concorde avec la plus grande partie des observations faites dans d'autres groupes : chez les Arthropodes par BIZZOZERO (1893), ZIEGLER et VOM RATH (1891), HEYMONS (1901), LÉGER et DUBOSCQ (1902, 1902 *b*) etc.; chez les Mollusques par LÖNNBERG (1892), BOLLES LEE (1897), RINA MONTI

(1900), etc.; chez les Vertébrés par R. Heidenhain (1888), Bizzozero (1889, 1893), Flemming (1892), Bensley (1898), Cade (1901), etc.

C'est un fait généralement admis que l'épithélium intestinal préside de ses propres moyens à la réparation des brèches que l'activité cellulaire creuse sans cesse dans sa paroi; cependant Sabatier (1892) fait intervenir le tissu conjonctif sous-jacent. Pour Sabatier, « les éléments épithéliaux et glandulaires très différenciés sont incapables de se réparer et de se multiplier » ce sont les cellules du tissu conjontif « qui sont chargées de pourvoir à leur remplacement »; de Rouville (1900) soutient la même théorie sans apporter de preuves irréfutables. Léger et Duboscq (1902 *b*) qui ont eu sous les yeux du matériel très voisin de celui de de Rouville affirment « n'avoir rien vu qui justifie les interprétations de ce dernier ». D'autre part, il est impossible de soutenir que les éléments épithéliaux différenciés en éléments glandulaires sont incapables de se réparer et de se multiplier. Je ne peux citer tous les exemples qui contredisent cette proposition, mais en voici quelques-uns très probants. D'abord pour le premier point: la cellule de l'épididyme comme la cellule de la glande mammaire, cellules qui cependant voient, toutes deux, la plus grande partie de leur corps détruit au moment de l'excrétion du matériel de sécrétion, se restaurent complètement pendant les périodes qui séparent les crises d'activité sécrétoire. Du reste, toutes les cellules glandulaires mérocrines sont forcément obligées, à un degré quelconque, à de telles restaurations. Quant à la prétendue incapacité de multiplication qui frapperait les cellules épithéliales différenciées, que devient-elle devant les nombreuses observations de mitoses dans des éléments glandulaires contenant déjà des produits de sécrétion, cellules muqueuses d'après Bizzozero (1893) et Sacerdotti (1896), cellules rénales de la larve de Salamandre d'après Meves (1899), etc. Si donc les éléments épithéliaux peuvent pourvoir d'eux-mêmes au rétablissement de leur intégrité et à leur remplacement, point n'est besoin d'avoir recours à une intervention des cellules conjonctives voisines, intervention qui jusqu'ici ne paraît pas prouvée.

Une question qui divise davantage les histologistes est celle de la valeur respective des deux modes de division, mitose et amitose. On sait, qu'adoptant la théorie énoncée et soutenue par Ziegler et Vom Rath (1891) un grand nombre d'observateurs, Flemming (1892), Krompecher (1895), Rabl (1895), de Bruyne (1899), Gross (1901), etc., considèrent la division directe comme l'indice de la dégénérescence cellulaire, la mitose seule jouirait du pouvoir régénérateur ; dans une suite de divisions la mitose ne saurait succéder à l'amitose. Ce principe est loin d'avoir été universellement admis : pour Meves (1891), Frenzel (1891 *a*), Preusse (1895), Paladino (1895), Reinhard (1896), Balbiani et Henneguy (1896), Plate (1898), Sabatier et de Rouville (1898), Loeb (1898), Regaud (1899), etc., il n'a rien d'absolu. Il est vrai qu'un certain nombre des observations qui ont suggéré cette dernière opinion sont contredites par les partisans de l'amitose dégénérative. A Paladino, Flemming (1895) répond que le placenta où les amitoses sont rencontrées est précisément un organe appelé à dégénérer. Les amitoses de Reinhard sont loin d'être typiques, elles pourraient constituer un mode spécial de division ; c'est l'avis de Bataillon (1898). Pour Cuénot (1898) les observations de Balbiani et Henneguy ne sont pas convaincantes : il n'y a pas certitude que les cellules où se voient des mitoses descendent de celles qui se sont divisées amitotiquement. Les travaux de Branca (1899) sur le mode de la cicatrisation épithéliale semblent en opposition avec ceux de Loeb (1898). Schoenfeld (1899) se refuse à l'adoption des idées de Regaud sur le noyau de Sertoli, Regaud (1901) les abandonne d'ailleurs lui-même. Plate dans les trachées de *Janella*, de Rouville (1900) dans différents épithéliums, signalent la présence de divisions nucléaires directes ; ce n'est pas suffisant. Pour conclure quoi que ce soit il faut avoir au moins vu des divisions cellulaires complètes : la division nucléaire dans beaucoup de cas n'est pas suivie de celle du cytoplasme, elle n'est qu'une manifestation de l'activité métabolique cellulaire et n'a aucun rapport avec la multiplication. Ceci nous amène à examiner le cas des cellules plurinucléées.

Les cellules plurinucléées constituent l'un des terrains privilégiés où les adversaires de la théorie de Ziegler et Vom Rath viennent chercher des armes. Dans ces cellules, la multiplication nucléaire se fait généralement par amitose. Ce sont le plus souvent des éléments glandulaires. On a alors émis l'idée que la multiplication nucléaire avait pour but de permettre à quelques noyaux d'échapper à la dégénérescence corrélative de l'activité sécrétrice, et cela pour assurer la réédification de la cellule pendant les périodes de repos. Que l'on observe ensuite dans ces cellules réédifiées des phénomènes de multiplication indirecte, on est alors en droit d'attribuer aux deux modes de division la même valeur puisqu'ils peuvent indifféremment se succéder l'un à l'autre.

Les recherches de de Bruyne (1899) et de Gross (1901) sur les cellules doubles des follicules ovariques des Hémiptères ont démontré qu'il s'agissait là de gigantesques cellules épithéliales dont le noyau seul se divise et que la destruction cellulaire succédait inévitablement à la duplication nucléaire. C'est la réfutation des observations de Preusse (1895).

Dans la glande mammaire en lactation où les cellules binucléées sont bien connues, Michaelis (1898) et Limon (1902) ne voient que des phénomènes d'amitose, mais Coën (1887), Steinhaus (1892) et Duclert (1893) y reconnaissent également la présence de divisions indirectes, de sorte que les mitoses observées assez généralement pendant les périodes de repos de la glande n'appartiennent pas nécessairement à des éléments dont les noyaux se seraient multipliés auparavant suivant le mode amitotique.

Henry (1900) ne rencontre pas de divisions indirectes dans l'épididyme des Mammifères adultes. Les noyaux issus d'amitoses auraient le pouvoir de restaurer la cellule lésée par la sécrétion. Les cellules basales en qui il faut voir les éléments régénérateurs se diviseraient également par amitose. L'observation par Félizet et Branca (1902) de mitoses aussi bien dans les cellules superficielles que dans les cellules basales, complète les travaux de Henry, et détruit en partie ses

conclusions. HAMMAR (1897) d'ailleurs avait déjà rencontré des cas de division indirecte dans l'épididyme du chien.

Je ne multiplierai pas davantage ces exemples, pour exposer enfin celui que l'intestin des Polychètes nous a offert. Chez *Amphitrite Johnstoni*, dans la région où les cellules intestinales sont presque toutes différenciées en cellules à grains zymogènes, on rencontre fréquemment des cellules plurinucléées (pl. VII, fig. 60, 61, 62). La multiplication nucléaire se fait par amitose, la division du nucléole précédant celle du noyau. Les noyaux secondaires restent accolés, et comme il peut se produire un certain nombre de divisions successives, on observe souvent des piles de noyaux contenant jusqu'à cinq ou six éléments (pl. VII, fig. 62). La division du cytoplasme ne suit pas celle du noyau. Le plus souvent tous les noyaux dégénèrent ensemble cependant ils peuvent le faire isolément (pl. VII, fig. 61), mais sans toutefois qu'un seul puisse échapper à la mort pour jouer ensuite quelque rôle réparateur ou régénérateur. Nous savons en effet que chez les Polychètes, les cellules intestinales ne résistent pas à l'activité sécrétrice et que leur rénovation se fait uniquement aux dépens d'éléments restés indifférenciés.

En résumé, l'intestin des Polychètes ne fournit aucun argument aux partisans de l'égale valeur des deux modes de division cellulaire. Les amitoses qu'on y observe, *amitoses de sécrétion*, doivent être définies comme un moyen pour la cellule d'augmenter son activité par un contact plus grand du cytoplasme et du noyau : c'est une interprétation de plus en plus généralement admise. Nous pensons en outre que les émissions par les noyaux des cellules en sécrétion, de sphères contenant à la fois du suc nucléaire et de la substance chromophile pourraient être considérées comme une sorte de dégénérescence ou de transformation de cette amitose de sécrétion. Je rappelle ici ce cas particulier offert par une Pectinaire chez laquelle les émissions nucléaires étaient remplacées par une intense multiplication amitotique des noyaux (p. 124).

CHAPITRE IV

Recherches physiologiques.

La variété des structures histologiques bien caractérisées qui permet la division de l'intestin de la Pectinaire en un certain nombre de régions parfaitement définies constitue un suggestif indice de la localisation probable à divers niveaux de fonctions digestives particulières. J'ai cherché à déterminer le rôle dévolu à chacune de ces régions. Le problème présentait une grande complexité. Je l'ai simplifié en me bornant à étudier l'action des diverses sécrétions dont l'ensemble forme le suc intestinal sur les trois grandes catégories d'aliments, hydrates de carbone, substances protéiques, graisses. J'ai tenté en même temps de préciser les points d'origine de chacune de ces sécrétions, la nature des transformations que subissent deux des catégories d'aliments, les régions où se fait l'absorption, le mécanisme de cette absorption, la destinée des produits absorbés.

Pour ces différentes recherches, un très grand nombre de Pectinaires — plusieurs milliers — ont été recueillies. Sur notre littoral, au voisinage de l'embouchure de l'Orne et de la Dives, cela est possible à certaines grandes marées favorables.

A chaque Pectinaire l'intestin était enlevé et sectionné ainsi qu'il suit, en quatre tronçons, de façon à isoler aussi exactement que possible les principales régions :

1° Les deux premiers tiers de la branche descendante de l'intestin moyen. Cette première portion comprend toute la région des glandes claviformes et la région des diverticules cellulaires épithéliaux, cette dernière vraisemblablement dans la presque totalité ;

2° Le dernier tiers de la branche descendante de l'intestin moyen. Cette section contient toutes les cellules à racines ciliaires divergentes ;

3° La branche remontante de l'intestin moyen avec l'anse con-

tournée rétrécie de son extrémité. On isole ici toutes les cellules dites cellules à ferment;

4° La région terminale de l'intestin moyen.

Suivant leur origine, tous les tronçons ainsi obtenus ont été répartis dans quatre récipients contenant de l'alcool fort, puis desséchés, broyés dans un mortier avec du verre pilé; le résultat de ce triturage était repris par l'eau distillée. L'addition d'un fragment de thymol prévenait l'action des Bactéries dont la présence eût pu vicier les conclusions des expériences. Par filtration j'ai obtenu des extraits aqueux des différentes régions de l'intestin et c'est sur les propriétés de ces liquides qu'ont porté mes investigations.

Pour la plus grande simplicité de l'exposition, je désignerai ces quatre extraits par les quatre premiers nombres, d'après la position relative des régions dont ils proviennent. Le liquide un représentera l'extrait du premier tronçon de l'intestin moyen, le liquide deux, celui du deuxième tronçon, et ainsi de suite.

Les quatre extraits présentaient en commun une couleur jaune ambrée. Leur réaction identique était neutre ou faiblement alcaline. Le contenu intestinal possède d'ailleurs dans toute la longueur du tube digestif une réaction analogue.

Action sur les hydrates de carbone. — Existence d'un ferment amylolytique. — Absence de glycogène dans l'épithélium intestinal.

Pour rechercher l'action des sécrétions intestinales sur les hydrates de carbone, quelques gouttes de chacun des extraits furent versées séparément dans quatre tubes. Dans ces tubes on ajoutait ensuite un peu d'eau distillée dans laquelle avait été délayée au préalable une petite quantité de fécule et d'amidon de riz. Cinq ou six heures après la mise en marche de l'expérience, il était facile de constater la présence de sucre dans les tubes contenant les extraits un et deux. Malgré la sensibilité du réactif employé, les tubes trois et quatre ne

donnaient rien. Le résultat était le même au bout de douze et de vingt-quatre heures, soit qu'on fît l'expérience à la température du laboratoire, soit que les tubes fussent mis à l'étuve.

Notre première conclusion sera donc celle-ci : *il existe dans l'intestin de* Lagis Koreni *une sécrétion transformant l'amidon en sucre; cette sécrétion est localisée dans la première section de l'intestin moyen.*

Il ne m'a pas été possible de préciser davantage la deuxième partie de cette première conclusion, cependant j'ai la conviction que la sécrétion du ferment amylolytique est limitée au niveau des diverticules cellulaires épithéliaux. D'abord elle s'y produit, puisque l'extrait agit sur l'amidon, mais il n'est pas seul à avoir cette action. Nous voyons, en effet, l'extrait deux jouir de la même propriété diastatique, seulement je dois ajouter qu'il en jouit à un degré beaucoup moins élevé, et, si la réaction se produit, cela peut tenir à deux causes d'erreur difficiles à éviter. D'abord la lumière du tube digestif peut contenir du liquide sécrété provenant d'une région supérieure à celle qu'on considère ; je pense, il est vrai, que ce liquide, s'il existe, doit disparaître dans les manipulalions. Mais voici qui est plus grave. La région des cellules à racines ciliaires divergentes est fort courte, sa limite supérieure ne se traduit pas extérieurement par quelque apparence spéciale, et il n'est pas possible lorsqu'on est en présence de plusieurs centaines d'intestins à sectionner de passer chacun d'eux sous le microscope. On coupe donc un peu au hasard et certainement toujours plutôt trop haut que trop bas. Le deuxième tronçon contient donc bien la totalité des cellules à racines ciliaires divergentes, mais il peut renfermer aussi une partie de la région des diverticules épithéliaux. Rien de surprenant alors que l'extrait deux présente les mêmes propriétés que l'extrait un, mais affaiblies. D'un autre côté, les diverticules cellulaires épithéliaux et les cellules à racines ciliaires divergentes sont des éléments histologiques suffisamment différents en structure pour que nous soyons amenés à admettre que les régions qui les contiennent possèdent des fonctions distinctes et que si

la première sécrète le ferment amylolytique, et cela paraît établi, un autre rôle doit être dévolu à la seconde.

Quoi qu'il en soit, ce qui ne laisse pas place au doute, c'est qu'une sécrétion douée d'un pouvoir amylolytique se produit dans la première branche de l'intestin moyen et uniquement là. Si l'on se reporte à la description histologique de cette région, on remarquera qu'il n'y a pas été signalé de grains zymogènes et que la sécrétion visible se réduit aux hyalosphères contenant des plasmosomes. Nous avons rencontré, il est vrai, à l'intérieur des diverticules cellulaires épithéliaux une multitude de petits grains que l'acide osmique noircit et que pour cela même nous avons assimilés à de la graisse. Les grains zymogènes réduisent bien aussi à leur surface l'acide osmique, mais la coloration qui résulte de cette réduction est grise et non pas noire. De plus, les grains des diverticules épithéliaux sont solubles dans l'alcool et les essences, ce qui n'a pas lieu pour les grains zymogènes. La sécrétion diastatique ne s'observerait donc pas ici sous la forme de corpuscules figurés. Ceci est à rapprocher des observations de WERTHEIMER (1901) et de WERTHEIMER et LAGUESSE (1901) qui démontrent que dans le pancréas du chien les grains zymogènes correspondent au ferment tryptique et que la diastase amylolytique ne paraît pas sous un aspect figuré.

A ma connaissance, c'est la première fois qu'une sécrétion douée de propriétés amylolytiques est signalée chez les Polychètes. Par contre, FRÉDÉRICK (1878), WILLEM et MINNE (1899) ont fait connaître la présence dans l'intestin du Lombric d'une substance transformant l'empois d'amidon.

En quel point de l'intestin, les produits de la transformation des hydrates de carbone sont-ils absorbés, et quelle forme revêtent-ils dans l'épithélium ? Voici encore deux questions auxquelles je ne peux répondre d'une façon précise. J'ai tenté de mettre en évidence dans la paroi intestinale la présence de glycogène. A quelque niveau que je me sois adressé, la tentative a été vaine et les garanties dont je me suis entouré sont suffisantes, il me semble, pour me permettre

d'affirmer que les réserves en hydrates de carbone ne passent pas dans l'épithélium à l'état de glycogène. Pour obvier à la disparition rapide très possible du glycogène dans les cellules intestinales des animaux capturés, j'ai pris la précaution de les tuer sur la grève même et de plonger immédiatement l'intestin détaché dans l'alcool fort. La recherche du glycogène n'a pas donné dans ce cas de résultat différent, d'où conclusion à son absence dans la paroi intestinale. Cette absence, d'ailleurs, n'a rien d'impossible. Elle ne constitue pas un fait isolé. Chez certains Mollusques, le glycogène n'a pu être mis en évidence. Pour FRENZEL même (1888), l'intestin des Mollusques n'en contient jamais. C'est là, du reste, une affirmation trop générale, que viennent atténuer les recherches de KRUKENBERG (1880), de BARFURTH (1885), de BIEDERMANN et MORITZ (1899). Cependant, chez les Aplysies, dont la nourriture se compose presque exclusivement d'Ulves, RÖHMANN (1899) n'a pas trouvé de glycogène, mais un hydrate de carbone présentant les caractères des pentoses, et en particulier ne se colorant pas par l'iode. Les travaux de BOTTAZZI (1901) sur le même sujet, confirment les résultats de RÖHMANN. Des recherches dans ce sens donneraient peut-être ici la solution de la question, je ne les ai pas entreprises.

Action sur les albuminoïdes. — Existence d'un ferment protéolytique.

Les sphérules d'aspect graisseux qui encombrent souvent sur de grands espaces l'épithélium de l'intestin moyen de beaucoup d'Annélides polychètes ont été considérées par la plupart des observateurs comme étant formées d'une substance jouant un rôle actif dans la digestion. EISIG (1887), MALAQUIN (1893), FAUVEL (1897) ont nettement soutenu cette manière de voir. Je crois que c'est là une erreur. Chez la Pectinaire où ces sphérules sont très abondantes, je démontre qu'elles n'ont aucune action ni sur les albuminoïdes, ni sur l'amidon, ni sur la graisse. Je donnerai plus loin les raisons qui m'empêchent d'assimiler les sphérules graisseuses à des produits

d'excrétion et celles qui, au contraire, me les font considérer comme des matériaux de réserve. ici, je mettrai seulement en évidence leur indifférence vis-à-vis des diverses catégories de substances qui peuvent entrer dans l'alimentation de la Pectinaire.

Chez les Capitellides, Eisig nous apprend que l'alcool, l'éther, le chloroforme dissolvent les sphérules intestinales intra-épithéliales d'aspect huileux, mais qu'il subsiste un substratum pour chacune d'elles. La solution prend la couleur des sphérules, elle a l'apparence du liquide intestinal. D'un autre côté, les sphérules seraient peu nombreuses dans la paroi du tube digestif chez les animaux fraîchement capturés, c'est-à-dire chez ceux dont l'alimentation est régulière, tandis qu'elles seraient très abondantes dans l'épithélium intestinal des animaux soumis au jeûne. Il y aurait dans ce dernier cas accumulation de la sécrétion, que le défaut d'aliments a rendue disponible. La réaction de Gmelin donne un résultat négatif. Il en est autrement de la réaction de Pettenkofer. Mais Eisig insiste sur l'impossibilité d'accorder quelque confiance dans le cas présent à cette dernière réaction, celle-ci se produisant aussi avec d'autres substances, telles que le tissu musculaire de *Capitella*, par exemple.

Dans l'épithélium intestinal des Syllidiens, Malaquin trouve de grosses sphères noircissant par l'acide osmique et disparaissant au contraire complètement après traitement par les réactifs acidulés; ces sphérules grossissent peu à peu dans les cellules épithéliales, font saillie à leur surface, puis finissent par tomber dans la cavité du tube digestif. La consistance de ces boules est assez grande pour qu'elles ne se résolvent pas dans le contenu intestinal, elles s'y transforment peu à peu en conservant longtemps leur forme. Elles se remplissent de sphérules et de concrétions dont la nature chimique est celle des produits urinaires.

Chez *Ampharete Grubei*, Fauvel voit à la surface de l'épithélium de « l'estomac » de nombreuses boules claires, jaunes, réfringentes, noircissant par l'acide osmique. Chez les animaux à jeun, ces boules

se rencontrent en grand nombre à l'origine de « l'estomac »; les cellules intestinales sont pleines de granulations analogues.

Dans la Pectinaire, les cellules noircissant par l'acide osmique sont toujours intra-épithéliales, on ne les observe jamais dans la cavité intestinale. Celle-ci contient un liquide jaunâtre qui forme sous l'action de l'acide osmique un coagulum granuleux incolore sans sphérules. De plus, dans l'épithélium, les sphérules de nature grasse ne vont pas en augmentant de volume depuis la basale jusqu'à la surface libre, comme Malaquin le décrit chez les Syllidiens; elles sont disposées sans ordre apparent, ce qui enlève déjà une présomption en faveur de leur rejet ultérieur dans la cavité digestive. Si cependant les sphérules sont bien constituées chez la Pectinaire, comme Eisig, Malaquin et Fauvel le pensent pour d'autres Annélides, c'est-à-dire par des substances destinées à être émises dans la cavité digestive, elles n'y sont pas déversées sous la forme qu'elles revêtent dans l'épithélium, elles doivent auparavant subir une transformation qui permet leur dissolution. Ceci d'ailleurs semble être l'avis d'Eisig, puisque cet auteur ne signale pas la présence des sphérules dans le liquide intestinal, et que, d'autre part, en parlant de la solution alcoolique de ces mêmes sphérules, il fait remarquer l'analogie d'aspect de cette solution et du suc intestinat, d'où il semble d'ailleurs résulter que, dans l'esprit d'Eisig, l'apparence du suc intestinal pourrait être précisément due à la présence en solution de la substance même des sphérules. D'où peut donc provenir la conviction qu'ont Malaquin et Fauvel du passage en nature des sphérules dans la cavité digestive? Pour le premier, d'une confusion probable entre des sphérules de réserve intra-cellulaires et des produits d'excrétion destinés à être rejetés et analogues aux « ballots d'excrétion » que Darboux (1889) a décrits chez l'Aphrodite. Nous reviendrons ultérieurement sur cette question dans le paragraphe consacré aux phénomènes d'excrétion qui se passent dans l'intestin. La conviction de Fauvel s'est établie sur l'observation de boules à la surface de l'épithélium intestinal ; dans son mémoire, une figure est consacrée à la représentaton de ce

fait ; on la rapprochera des figures très analogues données par Wirén (1887) de la sécrétion intestinale chez *Arenicola marina*, *Eumenia crassa*, *Ammotrypane aulogaster* et on reconnaîtra dans chacune d'entre elles cette image bien connue de tissus altérés qui a donné naissance à la théorie de la sécrétion par boules sarcodiques. Il n'y a là que l'effet d'une fixation défectueuse.

D'autre part, je suis en complet désaccord avec Eisig au sujet des circonstances qui influent sur l'abondance des sphérules dans l'épithélium. Je les vois très nombreuses sur les animaux qui viennent d'être capturés, au point qu'elles entravent l'étude de coupes de matériel fixé par le mélange de Flemming ; au contraire, je constate qu'elles disparaisssent rapidement chez ceux qui ont été privés d'aliments.

Je suis encore d'un avis opposé à celui d'Eisig sur la solubilité des sphérules dans l'alcool, dans l'éther et dans le chloroforme. La dissolution est complète, il ne reste aucun substratum. J'ai suivi le phénomène sous le microscope. D'ailleurs, dans les préparations de matériel dont la fixation a été obtenue en dehors de l'acide osmique, l'emplacement de chaque sphérule est occupé par une vacuole absolument vide.

Cette dissolution complète des sphérules dans l'alcool démontre l'absence dans leur constitution de tout ferment digestif. J'ai cru cependant devoir faire l'expérience suivante pour achever de mettre en évidence l'indifférence de la substance des sphérules vis-à-vis des diverses catégories d'aliments. Un certain nombre d'intestins de Pectinaire ont été mis à macérer d'abord dans l'alcool fort, ensuite dans l'éther ; puis, lorsque la dissolution des sphérules a été jugée obtenue, les deux liqueurs mélangées ont été jetées sur un filtre. Le résultat de la filtration a été évaporé jusqu'à disparition de la plus grande partie de l'alcool et de la totalité de l'éther. Je me suis trouvé alors en présence d'un liquide huileux, épais, de couleur jaune que je me suis cru en droit de considérer comme renfermant la substance des inclusions d'aspect graisseux de l'intestin. Or, ce liquide s'est montré

absolument inactif vis-à-vis des substances protéiques, de la graisse et des hydrates de carbone, quelle que soit la réaction du milieu, et cela aussi bien à la température du laboratoire qu'à celle d'une étuve réglée à 40°. Devant la constance des résultats, j'ai eu de plus en plus la conviction que les substances constituant les enclaves de nature graisseuse qui se rencontrent en si grande abondance dans les cellules à ferment de la Pectinaire sont privées de toute propriété digestive.

Cependant, si l'on fait agir sur des albuminoïdes (fibrine crue), les quatre extraits dont j'ai indiqué au début de ce chapitre l'origine et la préparation, et si l'on prend la précaution de faire pour chacun d'eux une triple expérience en variant la réaction du milieu, acide, neutre ou alcaline, on constate que, quelle que soit la réaction, l'effet est nul avec les extraits un, deux et quatre et qu'au contraire il en est autrement avec l'extrait trois. Avec ce dernier qui provient de la région où se rencontrent les cellules à ferment, on obtient la digestion de la fibrine, et cela plus ou moins rapidement, suivant que le milieu sera alcalin ou neutre. Des traces d'acidité empêchent toute transformation. L'élévation de la température n'amène aucun changement dans ces résultats.

Je rapproche de ma première conclusion affirmant la présence dans l'intestin de la Pectinaire d'un ferment amylolytique, cette nouvelle constatation qui formera la seconde conclusion essentielle de ces recherches : *l'intestin de la Pectinaire sécrète un ferment protéolytique ; ce ferment agit surtout en milieu alcalin ; sa sécrétion est localisée dans la deuxième section de l'intestin moyen.*

Un ferment protéolytique de nature analogue a été signalé par Frédérick (1877), chez *Nereis pelagica*, par Frédérick (1878), Willem et Minne (1899) chez le Lombric, par Krukenberg (1881, 1882) chez *Spirographis Spallanzanii* et *Arenicola piscatorum*, par Darboux (1899), chez *Aphrodite aculeata*, enfin par moi-même (1903) dans les cœcums intestinaux d'*Arenicola marina*. De l'ensemble de ces recherches se dégage cette notion que chez les Annélides la

digestion des substances protéiques se fait par l'intermédiaire d'un ferment tryptique.

Pour vérifier la nature du ferment protéolytique sécrété par l'intestin de *Lagis Koreni* et les cœcums d'*Arenicola marina*, j'ai tenté la réaction due à HARLAY et dont j'ai trouvé l'indication dans MESNIL (1901). Par l'addition d'eau de brome, j'ai obtenu la coloration rose-violacée caractéristique des digestions tryptiques.

Ce ferment tryptique correspond évidemment aux nombreux grains zymogènes dont j'ai indiqué la présence à côté des corpuscules de nature graisseuse dans les cellules dites à ferment de la deuxième section de l'intestin moyen de *Lagis Koreni*.

Pour déterminer la région de l'épithélium intestinal où se produit l'absorption des substances résultant de la transformation des albuminoïdes, la difficulté est grande, plus grande encore qu'elle ne l'était pour le cas des hydrates de carbone où l'on pouvait espérer rencontrer un corps aisément décelable comme le glycogène. Ici, rien de tel. En dehors de l'expérience un peu grossière qui consiste à faire vivre des animaux dans de l'eau contenant un réactif coloré comme le carmin, le bleu de méthylène, ou colorable comme le saccharate de fer et à rechercher ensuite les régions de l'intestin qui ont absorbé le réactif, expérience qui, d'ailleurs, ne permet pas de préciser si l'absorption des substances différentes se fait en des points déterminés pour chacune, il ne reste comme méthode d'investigation que la poursuite dans les cellules mêmes des produits de la transformation des aliments. Dans une cellule dont le rôle est aussi complexe que celui de la cellule intestinale à ferment de la Pectinaire à la fois élément sécréteur, élément absorbant, élément accumulateur de réserve, différencier les grains absorbés des grains sécrétés ou mis en réserve sous une forme spéciale, constitue un problème très difficile à résoudre. Utilisant les indications de FISCHER (1899), MURLIN (1902), a tenté de suivre dans la paroi intestinale des Oniscides les substances provenant de la digestion d'albuminoïdes : il ne semble

pas être arrivé à des résultats bien nets sur ce matériel cependant plus favorable.

Action sur la graisse. — Existence probable d'une Lipase.

Dans la description histologique de l'intestin de la Pectinaire, j'ai signalé à trois niveaux différents des corpuscules intracytoplasmiques réduisant fortement l'acide osmique à leur surface et se teignant par suite en noir intense. Je rappelle qu'on observe ces corpuscules dans les diverticules cellulaires épithéliaux, dans les cellules à racines ciliaires divergentes, dans les cellules à ferment, et que dans chacune de ces trois catégories d'éléments, ils se présentent avec une physionomie constante et spéciale. Évidemment, ces aspects différents indiquent que l'on est en présence de manifestations de phénomènes distincts. J'ai recherché si l'un d'eux correspond à l'absorption de graisse ingérée avec les aliments.

Deux théories expliquent l'absorption de la graisse. L'une, longtemps classique et qui réunit encore beaucoup d'adhérents, veut que la graisse émulsionnée dans l'intestin par un ferment passe en nature à l'état de fines gouttelettes dans les cellules épithéliales en traversant le plateau, THANHOFFER (1874) ajoute même que des pseudopodes émis par les cellules absorbantes vont au-devant des particules de graisse pour les englober. Dans la théorie opposée, théorie que les travaux de MUNK, de CASH, de WILL, d'EWALLD, de KREHL, de WALTHER, de NICOLAS ont édifiée et dont PFLÜGER (1900) s'est institué le champion, la graisse est bien émulsionnée dans l'intestin, mais cette émulsion ne sert qu'à faciliter son dédoublement. La graisse n'est plus absorbée en nature, mais sous la forme de ses composants, glycérine et acides gras, la synthèse se produisant ensuite dans la cellule épithéliale.

Dans le cas particulier de la Pectinaire, le problème se pose donc comme il suit : 1° l'intestin absorbe-t-il de la graisse ? 2° si oui, où se fait l'absorption ? 3° par quel mécanisme ?

Dans l'impossibilité où l'on se trouve de faire ingérer directement des substances grasses à nos Pectinaires, c'est uniquement par l'exa-

men des tissus et par la recherche des propriétés du suc intestinal que la solution du problème peut être tentée.

Examinons d'abord les propriétés vis-à-vis de la graisse des quatre extraits que nous avons retirés de l'épithélium intestinal. Si l'on ajoute séparément à chacun d'eux une goutte ou deux d'huile d'amandes douces et que l'on agite violemment, on obtient des émulsions très fines. Le même résultat se produit d'ailleurs avec de l'eau distillée. Mais si l'on abandonne à eux-mêmes les tubes qui ont servi à l'expérience, on voit l'émulsion disparaître rapidement dans celui qui contient l'eau, tandis qu'elle persiste relativement longtemps dans les autres, sensiblement le même temps d'ailleurs pour les quatre.

Le suc intestinal paraîtrait donc favoriser l'émulsion des corps gras. J'emploie volontairement une tournure dubitative. Je me demande en effet, si la persistance de l'émulsion dans mes expériences est bien due à des propriétés spéciales des sécrétions intestinales ou si elle n'est pas plutôt le résultat des qualités physiques des liquides employés. Il est certain que ces qualités doivent avoir une grande influence. Elles seraient favorables dans le cas présent. Ce qui m'engage à la prudence, c'est cette action identique des quatre extraits. Ce sont des liquides différents, on l'a vu par la façon spéciale dont certains d'entre eux se comportent vis-à-vis des hydrates de carbone et des subtances protéiques. Et tous quatre jouiraient de propriétés émulsives semblables à l'égard des corps gras? ce n'est guère croyable. Il faudrait alors admettre que le ferment déterminant l'émulsion est sécrété d'un bout a l'autre de l'intestin moyen. Or, parmi tous les éléments histologiques que nous avons eus à décrire, il n'y en a pas un seul qui ait des représentants dans les diverses régions de l'intestin ; chacun d'eux est étroitement localisé dans une région spéciale ; c'est même cette circonstance qui nous a permis la division de l'intestin moyen. Quant à supposer que des cellules de structures différentes jouent exactement le même rôle en sécrétant des substances douées de qualités identiques, c'est une hypothèse si peu vraisemblable que

je ne m'y arrêterai pas. Je préfère considérer comme insuffisamment démontrée la présence dans l'intestin de la Pectinaire d'une sécrétion émulsionnant les corps gras.

Après la recherche des propriétés émulsives possibles des extraits intestinaux, il y avait lieu de se demander si l'un ou plusieurs d'entre eux favorisent le dédoublement des substances grasses.

La méthode. des plus simples, consistait à ajouter à chacun des extraits une certaine quantité d'un corps gras, à s'assurer de la neutralité du milieu au début de l'expérience et à rechercher sa réaction au bout de quelques heures. L'action des lipases atteignant son maximum à une température relativement élevée, les tubes contenant les extraits et la graisse étaient mis à l'étuve. En opérant ainsi on s'écartait, il est vrai, des conditions normales de l'action des sécrétions intestinales, mais la dilution de nos liqueurs et les quantités minimes que nous en possédions commandaient impérieusement de leur faire rendre le maximum d'action, dans le simple but de rendre ces actions constatables. D'ailleurs, tout est approché dans ces expériences, nos extraits ne correspondent pas exactement aux sucs intestinaux complètement élaborés, les corps gras sur lesquels nous les faisons agir ne sont certainement pas ceux qui, dans la nature, sont mis en leur présence, et l'ensemble des circonstances qui normalement accompagnent l'action des sécrétions intestinales, manque forcément dans nos manipulations. Ces restrictions faites, voici les résultats obtenus : par deux fois, sur plusieurs tentatives, j'ai constaté à la fin de l'expérience dans les tubes contenant les extraits un et deux une légère réaction acide. Dans ces deux cas, il paraissait donc y avoir eu mise en liberté d'acides gras.

Sommes-nous en droit de conclure, comme il semble d'après les expériences précédentes, que l'intestin de la Pectinaire sécrète une lipase ? Assurément non. Il y a probabilité et non certitude. Et cette indécision ne provient pas uniquement des conditions spéciales des expériences, conditions dont je viens de parler, mais aussi de l'intrusion inévitable dans ces expériences d'un élément étranger. Comme

chez beaucoup de Polychètes, le tube digestif de la Pectinaire est en relation d'étroit voisinage avec un système très développé de vaisseaux et de sinus sanguins que CLAPARÈDE (1868), FAUVEL (1897), DE SAINT-JOSEPH (1898) ont étudié chez *Lagis Koreni*, et WIRÉN (1887) chez *Pectinaria Belgica*. Cet ensemble vasculaire d'un volume relativement considérable fait corps avec l'intestin : il a été forcément introduit dans nos préparations. Or le sang peut contenir une lipase. Nous devons donc poser la question de savoir si la lipase dont, dans deux cas, nous avons entrevu la présence tire son origine de l'intestin ou de l'appareil circulatoire. J'avoue que je n'ai pas le moyen de répondre. Je peux rappeler cependant que dans les deux expériences positives deux des extraits se sont montrés inactifs et que l'un de ces derniers correspond à la région du tube digestif qu'entoure précisément un vaste sinus sanguin.

Malgré cela, je maintiendrai cette conclusion, que la présence d'une lipase dans le suc intestinal est probable, mais j'ajouterai que cette présence n'est pas certaine.

Reportons-nous maintenant à l'examen des tissus. Dans trois régions de l'épithélium on constate la présence de substances que nous considérons comme de nature graisseuse ; l'acide osmique les teinte en noir intense, elles sont solubles dans l'alcool, le chloroforme, le xylol, l'éther et présentent toute l'apparence des inclusions de graisse. On les observe respectivement dans les cellules à ferment, dans les cellules à racines ciliaires divergentes, dans les diverticules cellulaires épithéliaux et l'on est naturellement amené à se demander si ces inclusions représentent un stade de l'absorption de substances grasses ingérées.

Il ne semble pas que la graisse contenue dans les cellules à ferment soit dans ce cas (pl. IV, fig. 20-22). On ne la trouve jamais à l'état des fines sphérules, ce sont au contraire toujours de gros corpuscules qui n'affectent aucune localisation spéciale dans le corps cellulaire ; très nombreux, ils envahissent toute la cellule, comprimant le noyau qui prend souvent du fait de cette compression une

forme tout à fait irrégulière, et s'étendent jusqu'au voisinage immédiat du plateau où sont souvent les corpuscules les plus volumineux ; si au contraire les corpuscules de graisse sont en nombre restreint, on peut les observer en tous les points de la cellule, aussi bien en dessous qu'au-dessus du noyau. En résumé, leur disposition ne rappelle en rien les images qui, chez d'autres animaux, représentent d'une façon certaine l'absorption de la graisse par les cellules épithéliales de l'intestin.

Dans les cellules à racines ciliaires divergentes, les corpuscules de graisse s'observent à deux niveaux où ils présentent un arrangement différent (pl. VI, fig. 47). Un premier groupe est localisé dans le bouquet radiculaire. En général un espace vide le sépare du plateau. Les corpuscules qui le composent sont pour la plupart volumineux, il en est cependant de minime importance. Aucun ordre relatif aux dimensions n'est apparent : les petits corpuscules sont entremêlés avec les gros, ils ne sont pas plus rapprochés du plateau. Une vague disposition linéaire réglée par les racines ciliaires paraît exister. Les corpuscules du second groupe sont en nombre bien plus considérable, ils occupent la plus grande partie du corps cellulaire et comprennent le noyau dans leur masse ; ils forment au-dessus de celui-ci un certain nombre de rangées parallèles au grand axe de la cellule ; au-dessous du noyau ils sont dispersés sans ordre et leurs dimensions sont de moins en moins grandes à mesure qu'ils approchent de la basale que d'ailleurs ils n'atteignent pas. Un espace vide de corpuscules sépare les deux groupes dont nous venons de parler.

Sommes-nous dans la région occupée par les racines ciliaires en présence d'une absorption de graisse ? En ce cas, on n'aurait pas affaire à une absorption en nature : la présence de gros corpuscules superficiels écarte ce mode de pénétration. Il y aurait eu alors dédoublement dans la cavité intestinale et la reconstitution s'opérerait en grand sous le plateau. Mais dans ce cas que représenteraient les longues traînées plus profondes? Peut-être le résultat d'une absorp-

tion précédente en voie de disparition. D'un autre côté, la présence de fines granulations au-dessous du noyau et de sphérules relativement grosses au dessus n'indique-t-elle pas une marche absolument inverse : les sphérules grasses apparaîtraient d'abord dans la région basale pour progresser vers le plateau ; il y aurait là une mise en réserve de matériaux apportés par le sang. Devant l'impossibilité de faire avec des Polychètes des expériences directes, nous sommes réduits aux hypothèses, à les discuter pour retenir les plus vraisemblables.

Passons aux diverticules épithéliaux (pl. V, fig. 24, 26), nous trouvons ici des noyaux d'abord superficiels au-dessous desquels se disposent des amas de petits grains que l'acide osmique noircit. Quelques grains s'observent entre le noyau et la bordure en brosse mais ils sont peu nombreux. Jamais l'épaisseur du plateau n'en montre. A mesure que les noyaux s'enfoncent, les grains augmentent de nombre ; ils sont condensés autour de vastes émissions nucléaires. Peu à peu tout le cytoplasme devient sensible à l'action de l'acide osmique. Comme je l'ai dit, il semble imprégné d'une substance grasse. Comment interpréter cette apparence ? On peut dire qu'elle est due à l'envahissement de tout l'épithélium par une multitude de sphérules de graisse trop petites pour être discernées même au plus fort grossissement. C'est à une hypothèse de ce genre qu'ont eu recours les partisans de la pénétration de la graisse en nature pour répondre à leurs adversaires qui faisaient remarquer l'absence constante de particules de graisse dans l'épaisseur du plateau : l'émulsion serait tellement fine que ses éléments échapperaient à l'observation ; ces éléments se fusionnant ensuite dans la cellule provoqueraient au-dessous du plateau la formation des sphérules visibles.

Si l'hypothèse de la présence de granulations graisseuses trop ténues pour être discernées peut être faite ici pour expliquer l'aspect du cytoplasme, on ne saurait en déduire dans le cas présent la possibilité de la pénétration de la graisse en nature ; il faudrait admettre en effet que les particules ultra-microscopiques enva-

hissent toute la cellule sans se fusionner sauf en des points privilégiés, au voisinage des noyaux Le phénomène est certainement tout autre. L'explication suivante nous semble infiniment plus plausible : le cytoplasme étant imprégné de substances dissoutes, sous une influence que nous pensons d'origine nucléaire il s'est précipité en tous les points de fines particules de substance grasse ; on peut voir dans les émissions nucléaires et la diffusion de leur contenu la cause de cette précipitation. La condensation des grains de graisse autour du noyau s'expliquerait par ce fait que la réaction commençant en ce point, le phénomène y est plus avancé : la fusion entre elles des particules graisseuses est opérée alors qu'ailleurs elle n'est pas encore faite. Si l'on admet cette interprétation il est tout naturel de penser qu'on se trouve en présence de la reconstitution d'un corps gras : les éléments ont pénétré isolément dans l'épithélium, ils se recombinent.

Une autre hypothèse peut être faite : Biedermann et Moritz (1899) ont démontré que chez l'Escargot la cellule du foie est capable de fabriquer de la graisse aux dépens des hydrates de carbone : il y a à la fois formation de glycogène et de graisse. La substitution de la graisse au glycogène est d'ailleurs un fait bien connu. Cuénot (1897) en particulier a observé une telle substitution chez certaines Oligochètes. Ne sommes-nous pas témoins ici d'un phénomène identique? nous ne pouvons le démontrer, nous pouvons cependant en considérer la possibilité, l'absence constatée de glycogène dans l'épithélium nous y engage d'ailleurs. D'autre part, nous trouvons de la graisse sous trois aspects très différents dans la paroi intestinale, d'où probabilité de trois origines également différentes; en considérant la graisse intra-épithéliale comme provenant : 1° de la graisse des aliments : 2° de la dislocation des albuminoïdes ; 3° de la transformation du glycogène ou de substances analogues, on aurait une solution très complète de la question, mais ce n'est là qu'une hypothèse. En tous cas les recherches de Weiss (1898) ont montré après celles de Seegen que le foie peut donner du sucre aux dépens de la graisse. il n'y aurait donc

pas impossibilité à ce que toutes les réserves provenant des hydrates de carbone se fissent sous forme de graisse.

Nous avons maintenant minutieusement examiné les différentes dispositions de la graisse dans l'épithélium intestinal, que pouvons-nous déduire de nos observations? Ceci : la graisse ne pénètre pas en nature dans les cellules épithéliales : nous n'avons trouvé nulle part, en effet, l'image du phénomène. Le dédoublement préalable est donc nécessaire. Cette constatation vient appuyer la réalité des propriétés lipolytiques que nous avons entrevues chez certains extraits intestinaux et rend l'existence d'une lipase plus certaine. Du reste, chez les Invertébrés, le dédoublement des graisses est un fait général. Chapeaux (1893 *a*) et Mesnil (1901) l'ont observé chez les Actinies ; il est vrai que, dans ce cas, il s'agit de digestion intra-cellulaire et que la graisse doit pénétrer préalablement en nature dans la cellule digestive, mais d'un autre côté toutes les digestions sont intra-cellulaires chez les Actinies, il n'y a pas exception pour la graisse, toutes les substances sont englobées avant de subir des modifications. La présence d'un ferment lipasique chez les Echinodermes a été démontrée par Chapeaux (1893). Biedermann et Moritz (1899) ont établi que le dédoublement de la graisse précédait son absorption chez l'Escargot. Cuénot (1895) admet le même processus pour les Crustacés décapodes et rappelle que d'après Stamati, le suc hépatique de l'Écrevisse saponifie la graisse. C'est une constatation semblable que fait Biedermann (1898) pour la larve de *Tenebrio militor.*

L'absorption intestinale. — Destinées des substances absorbées. — Réserves nutritives.

Pour constater l'absorption intestinale, nous nous sommes bornés jusqu'ici à rechercher dans l'épithélium les produits de la transformation des aliments par les diastases du tube digestif. Les résultats de cette recherche n'ont pas été particulièrement démonstratifs. Il y avait donc lieu d'avoir recours à un autre mode d'investigation. Nous avons alors fait vivre des Pectinaires dans des cuvettes conte-

nant de l'eau de mer additionnée de diverses substances colorantes, solubles ou insolubles : carmin d'indigo, bleu de méthylène, carmin. Le carmin n'a donné aucun résultat, je n'ai pu constater sa présence dans les cellules intestinales. Le carmin d'indigo et surtout le bleu de méthylène sont par contre énergiquement absorbés, mais pas d'une façon égale par toutes les régions de l'intestin. Les régions des diverticules épithéliaux et des racines ciliaires divergentes se colorent vivement, la région des cellules à ferment avec moins d'intensité, le segment terminal de l'intestin moyen avec une énergie toute particulière. De ceci semble résulter que l'absorption commence au niveau des diverticules épithéliaux et des cellules à racines ciliaires divergentes, où elle est assez intense, qu'elle est faible dans la région moyenne de l'intestin moyen pour atteindre son maximum dans la dernière section. Ces faits correspondent en partie aux observations de Malaquin (1893) qui trouve que chez les Syllidiens l'absorption se fait surtout dans la région postérieure du tube digestif.

Si l'absorption atteint son maximum dans la région postérieure de l'intestin moyen, elle se produit cependant aussi dans la région antérieure, à un niveau supérieur à celui où se produit la sécrétion du ferment protéasique. Il ne saurait donc être question là d'absorption de substances provenant de la transformation des albuminoïdes. Mais nous savons que cette région antérieure de l'intestin moyen est le siège de l'élaboration de la diastase amylolytique et, si elle existe, de la lipase, l'absorption qu'on y constate ne peut par conséquent correspondre qu'à celle des produits de la digestion des hydrates de carbone et des graisses. Ceci est en parfait accord avec nos observations précédentes.

L'absorption des substances utiles issues de la digestion des matières protéiques paraît réservée à la dernière section de l'intestin moyen. Si l'on se reporte à la description histologique que nous en avons donnée, on conviendra que cette région présente bien les caractères d'un organe spécialement différencié pour l'absorption :

cellules plates et larges offrant au passage des sucs nutritifs le minimum d'obstacle ; absence d'inclusions indiquant pour ces cellules un rôle sécréteur ou excréteur. Dans la dernière section de l'intestin, j'ai signalé dans chaque élément la présence de très fines granulations sidérophiles principalement abondantes dans le voisinage du noyau (pl. VI, fig. 45). On trouvera une très grande ressemblance entre ces petits corps et ceux que MURLIN (1902) interprète dans l'intestin des Oniscides comme images de l'absorption des albuminoïdes.

En tous cas, quelle que soit la nature des substances absorbées par la dernière section de l'intestin moyen, ces substances n'y séjournent pas longtemps, elles doivent être de suite dirigées ou vers les points où leur emploi est immédiat, ou dans les tissus chargés de la mis en réserve des substances nutritives.

RÉSERVES NUTRITIVES. — Il résulte de recherches poussées dans différents groupes que chez la plupart des Invertébrés, les réserves nutritives se font sous forme de glycogène et de graisse. Examinons ce qu'on sait à ce sujet pour les Annélides.

Chez les Oligochètes, CUÉNOT (1897) signale l'accumulation de glycogène dans des cellules spéciales de l'épithélium péritonéal ; le glycogène s'observe aussi, mais d'une façon moins constante, dans les amibocytes du cœlome et dans les cellules chloragogènes. CUÉNOT rappelle que BEDDARD a également trouvé du glycogène dans les cellules péritonéales d'*Acanthodrilus, de Pericheta, d'Ælosoma.* Chez certaines Oligochètes, *Phreoryctes, Branchiobdella, Bdellodrilus,* CUÉNOT observe la substitution de la graisse au glycogène.

G. SCHNEIDER (1896) attribue aux cellules chloragogènes du Lombric la capacité d'emmagasiner de la graisse de réserve.

Pour WILLEM et MINNE (1900), les cellules chlorogogènes du Lombric ne renferment jamais de graisse ; les produits de réserve sont constitués par du glycogène qui s'observe dans les cellules péritonéales et par de la graisse qu'on rencontre en abondance dans les cellules ciliées de l'épithélium intestinal.

Dans l'Arénicole au contraire, d'après WILLEM (1899), en dehors de leur rôle excréteur, les cellules chloragogènes se montrent comme un point d'accumulation de substances nutritives représentées par de la graisse.

Enfin chez *Micronereis variegata*, RACOVITZA (1895) définit le lipochrome des téguments comme un produit de réserve que les amibocytes vont extraire et transportent quand il est nécessaire.

Chez la Pectinaire, les cellules chloragogènes font défaut, à moins qu'on ne considère comme telles les cellules du gros cordon décrit par CLARAPÈDE (1868) le long du vaisseau sanguin qui se détache du sinus péri-intestinal pour remonter vers la tête en dessous du tube digestif et aux dépens duquel se forme le cœur. L'hypothèse a été faite par DE SAINT-JOSEPH (1898) avec un point d'interrogation. En tous cas ces cellules ne contiennent jamais de granulations graisseuses, pas plus d'ailleurs que celles du corps cardiaque ; je l'ai constaté. L'examen du corps cardiaque était nécessaire, car certains auteurs CLAPARÈDE, EISIG, WILLEM et MINNE etc., considèrent cet organe comme suppléant à l'insuffisance ou à l'absence du revêtement chloragogène chez les Annélides qui en sont pourvues. Chez la Pectinaire, les cellules chloragogènes (?) et le corps cardiaque ne semblent pas davantage contenir de glycogène, je ne suis pas parvenu à y mettre cette substance en évidence.

On sait par contre que si le glycogène fait également défaut dans l'épithélium intestinal, la graisse y est très abondante et l'on a vu déjà que nous considérons comme réserve nutritive une partie au moins de cette dernière.

Lorsque nous nous sommes occupés dans un paragraphe précédent de l'absorption de la graisse nous avons raisonné comme si nous admettions que la graisse épithéliale représente le produit de la transformation des aliments aux points mêmes où ces substances ont pénétré dans la paroi intestinale. Une autre hypothèse cependant doit être faite : cette graisse, si on lui assigne le rôle de réserve nutritive, peut provenir d'une région quelconque du tube digestif et

avoir été déposée là où on l'observe par l'intermédiaire du sinus sanguin. Chez la Blatte, de Sinéty (1902) a démontré que la graisse incluse dans l'épithélium du jabot a une semblable origine. Nous devons donc nous demander si la Pectinaire présente un phénomène analogue.

Bien que la disposition des diverticules épithéliaux facilite singulièrement les échanges entre l'appareil vasculaire et l'épithélium intestinal, je ne crois pas que la graisse qu'ils renferment ait été introduite par la périphérie. On se rappelle que cette graisse s'observe quelquefois exclusivement dans les cellules en bordure (pl. V, fig. 24) ce qui semble peu en rapport avec la possibilité d'une pénétration dans la tunique intestinale par la face baignée par le sinus. De plus, dès qu'une Pectinaire est restée quelques heures hors de la mer, c'est à dire dès qu'elle est privée d'aliments, toute graisse disparaît de la première section de l'intestin moyen, alors que la région des cellules à ferment n'abandonne la sienne que beaucoup plus lentement. Cette remarque paraît indiquer que la graisse ne doit séjourner que peu de temps dans l'épithélium de la première section de l'intestin moyen, qu'elle ne fait que la traverser, qu'elle n'y figure pas à l'état de réserve nutritive.

Des observations toutes différentes résultent de l'examen de la région des cellules à ferment. Là, l'absorption est faible, l'abondance de graisse atteint au contraire son maximum. Rien ne permet de supposer dans la disposition des corpuscules dans les cellules une pénétration par la face libre ; il est tout naturel de penser que cette pénétration se fait par la face opposée.

J'ai démontré que ces sphérules de graisse ne sont pas des sécrétions intestinales ; ce ne sont pas davantage des produits d'excrétion puisqu'elles disparaissent des cellules expulsées avant le rejet de celles-ci. Ce ne peut donc être que des substances de réserve. Mais l'exclusion de la possibilité d'autres rôles n'est pas seule à le démontrer. Les animaux fraîchement capturés montrent un épithélium intestinal bourré de ces granulations de graisse que le jeûne fait

peu à peu disparaître. C'est là une observation tout à fait opposée à celles d'Eisig, je l'ai déjà dit.

La disparition des granulations de graisse sous l'influence de la privation de nourriture ne débute pas par une extrémité de la cellule pour gagner progressivement l'autre : elle intéresse en même temps toute la hauteur de la cellule. la fonte atteint du même coup la totalité des sphérules. Celles-ci diminuent peu à peu de volume ; de place en place des vacuoles entièrement vides marquent l'emplacement de celles qui ont été intégralement reprises.

Comment peuvent se faire l'apport dans les cellules à ferment et la reprise des substances grasses ? pas en nature bien probablement ; la présence d'une basale continue, et l'absence de corpuscules de graisse dans les éléments du liquide sanguin périphérique semblent l'indiquer.

Quelle est l'origine de la graisse déposée dans les cellules à ferment ? Je pense qu'elle provient de l'absorption intense pratiquée par la dernière section de l'intestin moyen. Là, les substances absorbées ne peuvent séjourner longtemps : la forme aplatie des cellules épithéliales en en réduisant le propre volume ne permet pas d'accumulation considérable. Nous n'avons pas observé de sphérules de graisse dans cette région de l'intestin, si donc notre supposition est exacte et si, comme nous le croyons aussi cette région est chargée de l'absorption des substances provenant de la digestion des albuminoïdes, il faut qu'entre l'absorption et la mise en réserve se produise la transformation en graisse. Où peut se faire cette transformation ? Dans la cellule à ferment bien probablement. Je viens de dire que l'absorption des produits de la digestion des albuminoïdes doit s'effectuer dans le dernier segment de l'intestin moyen. En effet la sécrétion du ferment tryptique est localisée dans le segment précédent ; or le faible pouvoir absorbant de ce segment n'est pas en rapport avec la quantité considérable de produits à absorber que fait prévoir l'intensité de la sécrétion de protéase. Cette absorption doit donc se faire au niveau suivant, là où l'épithélium présente toutes les qualités requises.

L'excrétion par l'intestin moyen.

Le tube digestif des Polychètes peut contribuer pour une part importante aux phénomènes de l'excrétion. Depuis le moment où Claparède a parlé de l'intestin urinaire des Syllidiens, nombreux sont ceux qui ont reconnu à l'épithélium intestinal un rôle épurateur. Eisig (1887) voit des *excreta* dans certaines granulations colorées de l'intestin des Capitellides ; les cœcums des Aphroditiens participent également pour lui à l'excrétion. Malaquin (1893) étudie longuement l'excrétion intestinale des Syllidiens. Schimkewitsch (1894) démontre expérimentalement qu'elle existe chez les larves de *Polynoidae*. Darboux (1899) en montre le processus chez les Aphroditiens adultes. Je passe les divers observateurs qui se sont bornés à signaler la présence dans l'épithélium de l'intestin terminal, de concrétions colorées qu'ils regardent comme des substances de rejet, tels Gravier (1896), Fauvel (1897), Caullery et Mesnil (1898 *b*), etc.

Depuis la définition de Claparède, la notion de l'intestin urinaire des Syllidiens est devenue classique. Son influence, dans bien des cas, a dû suggérer l'interprétation de la dernière portion de l'intestin comme organe excréteur. Cependant Malaquin a montré que cette fonction urinaire est fort restreinte dans « l'intestin urinaire ou rectal » et tout à fait différente de la manière dont Claparède la conçoit. « Chez certains Annélides (les Syllidiens), dit Claparède (1868), la paroi de la région postérieure de l'intestin se remplit de cellules sécrétant des concrétions curieuses destinées sans doute à être éliminées avec les fèces. Cette région est désignée sous le nom d'intestin urinaire, bien que, chimiquement, elle ne paraisse pas renfermer d'acide urique. » Puis, à propos de *Syllis gracilis* : «...la paroi de l'intestin postérieur renferme des cellules pleines de petites concrétions sphériques... Il est probable que cette région a des fonctions particulières, sans doute excrétoires... C'est ce qui m'engage à désigner cette partie de l'intestin sous le nom de région urinaire. » Ainsi pour Claparède ce sont bien les cellules de l'intestin

terminal qui contiennent les produits d'excrétion. Voyons maintenant la thèse de Malaquin.

Pour Malaquin « l'intestin postérieur » n'est qu'une sorte de conduit vecteur pour les concrétions urinaires formées dans la cavité de l'intestin moyen et sa propre paroi ne saurait en contenir ; le rôle de cette dernière est d'ailleurs tout autre ; elle est le siège principal de l'absorption des matières utiles élaborées, en même temps que les produits de déchet, à un niveau supérieur, par les boules de sécrétion dont nous avons déjà discuté la valeur. Si l'interprétation de Malaquin traduit exactement les faits, et ce doit être sinon pour la genèse des concrétions, du moins pour la situation extra-épithéliale de celles-ci dans l'intestin terminal et aussi pour le rôle absorbant de ce dernier, le nom d'intestin urinaire conservé à l'intestin terminal est des plus mal choisi. Ce nom a, en effet, le grand défaut de faire supposer que le revêtement épithélial de la région du tube digestif qu'il désigne participe directement aux phénomènes d'excrétion, alors qu'il n'en est rien et que sa fonction tout opposée se réduit à de l'absorption.

Dans les cœcums intestinaux de divers Aphroditiens, *Aphrodite aculeata* L., *Leanira Giardi* Darb. *Sthenelais Idunae* Rathke, *Sigalion squamatum* Delle Chiaje, *Psammolyce arenosa* Delle Chiaje, Darboux (**1899**) a reconnu la présence constante de cellules excrétrices. Ces cellules qui font hernie dans la cavité cœcale sont caractérisées par la présence de vacuoles renfermant des amas de concrétions jaunes ou brunâtres ; bientôt la région saillante se détache par étranglement, se résout en vacuoles qui, à leur tour, libèrent les concrétions ; celles-ci peuvent se retrouver intactes dans les fèces. Des injections physiologistes appropriées ont permis à Darboux de voir un rein à indigo-carmin dans les cellules cœcales excrétrices, la néphridie jouant de son côté le rôle de rein à carminate. Ces résultats sont confirmés par la présence dans les cœcums de dérivés de l'acide urique. Je dois ajouter que Setti (**1900**), dont les recherches sur l'appareil digestif de l'Aphrodite ont été exécutées exactement à la même époque que celles de Darboux, donne des

cæcums intestinaux une description histologique assez différente et en particulier reste muet sur les phénomènes d'excrétion qu'ils peuvent présenter.

J'insiste longuement sur les observations qui mettent en relief le rôle de participation possible de l'intestin des Polychètes à l'excrétion, parce que chez la Pectinaire je n'ai rien vu de tel. La région terminale de l'intestin moyen est totalement dépourvue de concrétions ou de sphérules intra-épithéliales, et dans tout l'ensemble du tube digestif font défaut aussi bien les éléments pouvant rappeler les cellules excrétrices des Aphroditiens que des sphérules colorées comparables aux sphérules d'excrétion des Capitellides. Les seules sphérules qu'on puisse à la rigueur rapprocher de ces dernières sont les sphérules de graisse que j'interprète comme réserves nutritives. Je rappelle les raisons qui m'empêchent de les considérer comme des produits d'excrétion : localisées dans les cellules à ferment, on ne les observe jamais dans la cavité intestinale ; elles sont résorbées des cellules vieillies au moment du rejet de ces dernières, alors qu'il y aurait là, au contraire, un excellent moyen d'expulsion s'il s'agissait de substances nuisibles ou simplement inutiles. A côté de ces raisons directes, il en est d'autres, ce sont celles qui m'ont amené à penser que les sphérules en question constituent des amoncellements de matériaux nutritifs, je n'ai pas à les énumérer de nouveau ici. Mais je dois revenir sur la comparaison que j'ai dû faire dans un paragraphe précédent entre les sphérules de graisse de l'intestin de la Pectinaire et les sphérules que MALAQUIN considère chez les Syllidiens, comme de la sécrétion. J'ai dit pour expliquer l'erreur présumée de MALAQUIN que ce dernier confond probablement deux catégories d'inclusions : les unes restant intracellulaires correspondraient aux sphérules de réserves de la Pectinaire, les autres rejetées dans l'intestin équivaudraient aux « ballots d'excrétion » des Aphroditiens. Et ceci n'est pas une simple hypothèse destinée à appuyer mon opinion, elle repose sur des observations de MALAQUIN lui-même. Sans en faire deux catégories distinctes, MALAQUIN décrit cependant deux sortes de sphérules, des

sphérules sans contenu solide, des sphérules renfermant des concrétions ; il fait des dernières un stade postérieur de l'évolution des premières, évolution qui se passerait dans la cavité digestive en présence des aliments. Or, chez *Syllis* (*Haplosyllis*) *hamata* Clpd., MALAQUIN remarque la présence d'un grain central dans certaines sphérules encore intra-épithéliales. Comment concilier la présence de ce grain avec cette hypothèse de l'auteur que les inclusions des sphérules représentent les déchets résultant de l'action des sphérules, considérées comme sécrétions digestives sur les aliments ? Et puis, vraiment, pourquoi dans ces sphérules de sécrétion mises en liberté, les déchets de la transformation des aliments iraient-ils se loger sous forme de grains ou de concrétions ? Un tel processus paraît bien improbable et il semble plus naturel de rapprocher des phénomènes d'excrétion observés par DARBOUX chez les Aphroditiens, la production des sphérules à inclusions solides des Syllidiens. il y aurait même formation de « ballots d'excrétion. »

Les injections vitales qui ont si bien réussi à DARBOUX nous ont donné un résultat tout opposé, c'est-à-dire nul. Avec la Pectinaire elles sont d'ailleurs d'une application difficile. Cependant, en observant les précautions que conseille DARBOUX et en en ajoutant quelques autres, on parvient à les rendre praticables. Un des gros obstacles à la bonne réussite réside dans la contraction brusque et permanente des Pectinaires quand on les tient, contraction qui amène souvent la rupture des téguments et l'hernie du tube digestif au dehors. Voici le moyen de parer à cet inconvénient : les téguments sont percés à la base d'un pied à l'aide d'un tube de verre finement effilé : par suite de la contraction de l'Annélide, une certaine quantité du liquide cœlomique pénètre dans le tube qu'on remplace par un autre tout semblable, mais contenant le mélange à injecter ; ce mélange a été préparé comme le recommande DARBOUX par l'addition du colorant à un certain volume du liquide cavitaire. Le tube en place, la Pectinaire est délicatement posée dans une cuvette d'eau de mer et laissée à elle-même. Peu à peu, les muscles contracteurs se relâchent, le liquide

pénètre de lui-même dans le cœlome ; une insufflation brusque achève de l'y faire passer.

Si l'opération a été bien conduite, la Pectinaire résiste, elle peut vivre plusieurs jours.

Par ce procédé, j'ai, à diverses reprises, introduit dans la cavité générale de la Pectinaire l'une des substances suivantes :

Indigo-carmin ;

Fuchsine acide ;

Carminate d'ammoniaque.

Je n'ai jamais obtenu la coloration d'une région quelconque ou d'éléments isolés de l'intestin. Les néphridies seules absorbaient le colorant. Jusqu'à preuve du contraire, le tube digestif de la Pectinaire ne pourra donc être regardé comme étant le siège d'une excrétion active.

Il résulte de cette dernière considération que l'intestin des Polychètes n'est pas nécessairement un organe doué d'un pouvoir excréteur considérable, et qu'il est prudent de se tenir sur une sage réserve lorsque sa participation aux phénomènes de l'excrétion n'est pas absolument démontrée.

Conclusions

Si nous récapitulons les diverses propriétés de l'intestin des Polychètes, nous voyons qu'il est à la fois :

1° Un organe sécréteur d'enzymes amylolytiques, protéolytiques et probablement lipasiques.

2° Un organe absorbant.

3° Un organe accumulateur de réserves nutritives doué d'un pouvoir adipogénétique très actif.

4° Un organe excréteur de produits urinaires.

5° Un organe accumulateur de produits spéciaux d'excrétion, de pigments [1].

[1] Nous n'avons pas eu à envisager ce dernier rôle chez la Pectinaire où il est peu développé, mais chez d'autres Polychètes, il est très considérable et provoque la coloration intense de l'intestin.

L'intestin des Polychètes se présente donc à nous comme un appareil digestif complet[1] et comme un appareil digestif primitif ayant conservé la forme d'un simple tube continu dont la paroi est le siège des principaux phénomènes inhérents de la digestion. Cependant, à ce dernier point de vue, le tube digestif des Polychètes est en progrès sur celui des Echinodermes : chez les Polychètes, la paroi sécrète et absorbe, la transformation des aliments se faisant dans la cavité intestinale, tandis que chez les Echinodermes, d'après les recherches de CHAPEAUX (1893), la digestion est en quelque sorte intracellulaire comme chez les Cœlentérés. L'intestin des Polychètes formerait donc un intermédiaire entre celui des Echinodermes et celui des Mollusques.

Chez les Mollusques, la différenciation est en effet plus avancée. En dehors de la présence possible de glandes salivaires, nous trouvons un organe massif adjoint au tube intestinal, le foie, mais, des observations d'un certain nombre de physiologistes dont nous avons eu souvent à rappeler les noms au cours de ce travail, BARFURTH, FRENZEL, CUÉNOT, BIEDERMANN et MORITZ etc., il résulte nettement que le foie des Mollusques n'est autre chose qu'un simple diverticule du tube intestinal, les aliments y pénètrent et c'est dans son intérieur qu'ils subissent l'action des ferments digestifs. Le foie des Mollusques n'est en général que l'ébauche, ébauche encore très imparfaite, d'un organe destiné à concentrer les phénomènes de l'activité digestive.

[1] L'intestin des Polychètes, et en particulier celui des Polychètes sédentaires, joue peut-être un rôle dans la respiration. Il y aurait alors à faire le rapprochement pour ces dernières entre la présence presque constante d'une gouttière intestinale ciliée et la réduction de l'appareil branchial. EISIG (1887) considère ces gouttières ciliées comme l'homologue du « Nebendarm » des Capitellides, et celui-ci comme un organe de respiration intestinale. Chez *Notomastus*, spécialement chez les jeunes individus, EISIG constate dans l'intestin terminal la création de courants allant alternativement de la bouche à l'anus et réciproquement ; dans la seconde alternative, il y aurait pénétration d'eau de mer.

Dans le but de rechercher si le même phénomène se produit chez *Lagis Koreni*, j'ai observé longuement le mouvement des cils dans la région postérieure de l'intestin moyen, je les ai toujours vus battre dans le même sens, de la bouche vers l'anus. Mais il n'en est pas moins certain que la cavité intestinale contient toujours une grande quantité d'eau de mer.

La comparaison de l'intestin moyen des Polychètes et du foie des Mollusques s'impose. Elle permet de constater les rapports étroits qui unissent le premier de ces appareils avec le foie des Gastéropodes en particulier. C'est la même sécrétion de ferments, le même pouvoir absorbant des produits dialysables de la digestion en y comprenant ceux qui résultent du dédoublement de la graisse, c'est aussi la même propriété d'accumuler les réserves nutritives et les pigments, le même pouvoir excréteur possible. L'intestin moyen des Polychètes joue donc le rôle d'un foie, en donnant à ce mot la signification qu'il a chez la plupart des Invertébrés. Il est donc intéressant de rappeler ici ces expressions d'intestin hépatique ou d'intestin biliaire que les anciens auteurs bien inspirés ont généralement attribuées à la région colorée du tube digestif des Polychètes.

Le tube digestif des Polychètes peut présenter une disposition un peu plus compliquée que celle que nous venons d'indiquer. Cette complication résulte de la présence possible de culs de sac glandulaires. Ceux-ci représentent-ils un acheminement vers le foie des Mollusques ? D'une façon générale, je le pense. Tous les cœcums sont loin de présenter la même valeur. Ceux de l'Arénicole et de beaucoup d'autres Polychètes sont uniquement chargés de la sécrétion d'un produit spécial, ferment ou mucus, l'ensemble des autres phénomènes de la digestion restant confiné dans la paroi de l'intestin. Des cœcums beaucoup plus différenciés et qui semblent marquer un progrès dans l'organisation du tube digestif des Annélides sont ceux des Aphroditiens ; Darboux (**1899**), qui, comme nous avons déjà eu l'occasion de le dire, en a fait une étude rigoureuse, conclut « qu'il y a entre les cœcums des Aphroditiens et les organes désignés sous le même nom chez les Eolidiens d'une part, et, d'autre part, entre les premiers et le foie des Pulmonés une analogie remarquable de structure et une identité absolue de fonctions...... Pour les Pulmonés, ajoute le même auteur, Cuénot signale dans le foie une « fonction d'arrêt » dont il ne saurait être question chez les Aphroditiens et qui vient s'ajouter aux fonctions sécrétrices et excrétrices

que nous avons appris à connaître chez ces derniers ». Il y a d'autres différences : l'étude de l'absorption, de la mise en réserve des substances nutritives transformées, et de la pénétration des aliments les mettent en relief. En particulier, pour DARBOUX, — SETTI (1900) il est vrai, pense le contraire, — les aliments ne pénètrent pas dans les cœcums, or nous savons que cette pénétration est absolument démontrée en ce qui concerne le foie de l'Escargot.

Les cœcums intestinaux des Polychètes marqueraient à des degrés divers une tendance à la concentration des phénomènes digestifs, concentration encore plus avancée dans le foie des Mollusques.

Si l'on s'en tient uniquement aux sécrétions intestinales et qu'on néglige les autres propriétés de la paroi, propriétés d'absorption, d'accumulation de produits nutritifs ou inutiles, d'excrétion pure, nous voyons qu'avec sa production d'enzymes amylolytique, tryptique et lipasique, l'intestin moyen des Polychètes a la valeur d'une glande pancréatique. C'est un fait d'ailleurs établi pour la majorité des Invertébrés que les sécrétions intestinales y sont d'ordre pancréatique.

CHAPITRE V

Les Sporozoaires parasites de la Pectinaire. Réactions épithéliales de l'intestin.

Comme la plupart des Annélides polychètes, *Lagis Koreni* héberge un certain nombre de parasites. Dans son mémoire sur les Annélides des côtes de France, DE SAINT-JOSEPH (1898) signale dans la cavité générale de la Pectinaire la présence de kystes appartenant respectivement à l'évolution d'un Distome et d'une Grégarine monocystidée. Le Distome semble devoir rentrer dans le genre *Echinostomum* Rud. et rappelle soit *Distoma tereticolle* Rud., soit *Distoma bicoronatum* Stoss. Les kystes de Grégarines peuvent être rapprochés de ceux d'*Urospora sipunculi* Köll et d'*Urospora synaptæ* Cuén., mais l'espèce est différente ; DE SAINT-JOSEPH l'introduit dans

la systématique sous le nom d'*Urospora lagidis* en faisant remarquer que pour la première fois, le genre *Urospora* est signalé chez une Annélide polychète [1].

Je n'ai pas rencontré le Distome qu'a observé DE SAINT-JOSEPH, mais j'ai vu en abondance *Urospora lagidis*. J'ai pu déterminer un certain nombre de stades encore inconnus de son évolution. J'ai signalé de plus (1902), et j'ai décrit et figuré un second Sporozoaire, celui-ci parasite de l'épithélium intestinal, *Joyeuxella toxoides*. J'en connais un troisième également parasite du même épithélium, mais le peu que je sais de son évolution m'a toujours empêché de faire de ce Sporozoaire l'objet d'une description spéciale.

En appendice aux présentes recherches sur l'intestin de la Pectinaire, je résume dans ce chapitre, ce que j'ai pu apprendre sur les trois Sporozoaires que je viens d'énumérer. On ne doit pas être surpris de voir figurer dans la monographie d'un tube digestif, l'étude d'une Grégarine cœlomique comme *Urospora lagidis*; l'infection, en effet, ne peut se faire que par voie intestinale, c'est le mode reconnu ailleurs et le parasite présente certainement à un moment donné de son évolution des rapports étroits, si éphémères soient-ils, avec l'épithélium intestinal.

UROSPORA LAGIDIS de Saint-Joseph.

La description que donne DE SAINT-JOSEPH se rapporte uniquement au kyste et à la spore. On peut la résumer ainsi : des kystes à double paroi de un millimètre de diamètre appendus à l'intestin, contiennent, lorsqu'ils sont mûrs, une quantité innombrable de spores ovales, immobiles, terminées à une extrémité par deux cornes divergentes diaphanes, à l'autre par un long prolongement également diaphane très difficile à discerner. A ces détails qui sont exacts j'ajouterai la connaissance de la forme végétative, de différents stades de l'évolution du kyste et du sporocyste, la connaissance du sporozoïte.

[1] GRAVIER (1896) signale la présence chez un Phyllodocien de kystes qu'il rapporte au genre *Urospora*. L'espèce est d'ailleurs différente de *U. lagidis* : la spore est ornée d'une couronne déchiquetée à la place des deux cornes de *U. lagidis*.

Forme végétative. — La forme végétative d'*Urospora lagidis* se rencontre libre dans la cavité cœlomique de la Pectinaire. C'est une Grégarine de grande taille, aplatie, lancéolée, de couleur blanc de lait (fig. XVIII), sa longueur peut atteindre 500μ. L'une des extrémités s'effile sans cependant se terminer en pointe aiguë, l'autre plus large présente un tout petit mucron, c'est l'extrémité antérieure. Le cytoplasme qu'aucun septum n'interrompt est homogène et d'aspect granuleux. Le noyau volumineux, sphérique, contient généralement un certain nombre de karyosomes également sphériques.

Urospora lagidis est très mobile. Elle est constamment en mouvement, mouvement qui, par sa nature oscillatoire, rappelle un peu celui des *Selenidium*, mais ici le mouvement est accompagné de déformations du corps, ce qui n'a pas lieu pour ces derniers. La Grégarine étant dans une position telle que son grand axe soit rectiligne, l'extrémité effilée se courbe brusquement, en même temps qu'une constriction énergique isole vers cette extrémité une partie du cytoplasme (fig. XVIII *b*). La région coudée se redresse alors avec une vitesse relativement plus lente tandis que la constriction gagne progressivement comme une onde l'extrémité opposée; celle-ci atteinte, la Grégarine est totalement redressée et le mouvement recommence, la coudure s'opérant toujours dans le même sens. J'ai compté qu'il pouvait s'effectuer de quinze à vingt oscillations à la minute.

L'observation des mouvements d'*Urospora lagidis* présente cet intérêt de démontrer la plasticité, la mobilité du noyau, son indépendance vis-à-vis du cytoplasme. Dans la Grégarine redressée le noyau est situé dans la région la plus large (fig. XVIII *a*) aux deux tiers environ de la longueur à partir de l'extrémité effilée. La progression de la constriction a pour effet de refouler d'abord le noyau jusqu'à l'extrémité du corps. Puis lorsqu'il n'y trouve plus une place suffisante, le noyau passe brusquement et rapidement au travers de la constriction en prenant une forme étirée que nécessite le peu de largeur du détroit à franchir (fig. XVIII *c*). Il s'arrête alors

à sa place primitive en venant pour ainsi dire buter contre la masse cytoplasmique qui remplit toute la région effilée. Cette sorte de choc a pour effet d'amener l'aplatissement passager et même l'invagination du pôle antérieur du noyau, ce dernier reprend d'ailleurs de suite sa forme sphérique (fig. XVIII *d*). Puis le déplacement recommence. Les karyosomes jouissent dans le suc nucléaire de la même liberté que le noyau dans le cytoplasme. Continuellement brassés par les allées et venues du noyau, ils roulent sans cesse sur eux-mêmes et changent constamment de position les uns par rapport aux autres.



Fig. XVIII. — *Urospora lagidis* de Saint-Joseph. Forme végétative. × 100.

Les mouvements d'*Urospora lagidis* rappellent tout à fait une partie de ceux que Léger (1897) a observés chez *Lithocystis Schneideri* Giard.

Kystes. — Les Kystes d'*Urospora* sont extrêmement abondants dans *Lagis Koreni* ; il est fort rare de trouver sur les grèves voisines de l'embouchure de l'Orne, des Pectinaires qui n'en contiennent pas. On les voit le plus souvent réunis en grappes volumineuses appendues aux organes, à la partie antérieure de la cavité cœlomique de l'hôte. Chacun d'eux est alors entouré d'une épaisse enveloppe formée de plusieurs couches d'amibocytes étroitement unis, et ce sont

ces derniers qui servent de liaison entre la paroi du kyste et les cellules de l'endothélium péritonéal.

A côté des kystes fixés, il y a aussi des kystes libres. Ceux-ci sont le plus souvent dépourvus de revêtement d'amibocytes. Leur aspect est d'ailleurs différent. Tandis que les kystes fixés et les quelques kystes libres entourés d'amibocytes présentent une apparence opalescente très caractéristique, les kystes nus sont au contraire d'une blancheur éclatante ; leur diamètre est également moindre. C'est à ces derniers qu'il faut s'adresser pour être à même d'observer le début de l'enkystement et les phénomènes qui précèdent la sporulation : ils sont malheureusement rares et nous en avons eu un trop petit nombre à notre disposition pour pouvoir élucider sans lacunes leur évolution.

L'enkystement précédé du rapprochement de deux Grégarines se fait par couples comme chez *Pterospora maldaneorum* Labbé et Racov., *Monocystis ascidiae* Lank. et les différentes Monocystidées des Oligochètes. Cecconi (**1902**) paraît être le seul observateur à avoir été témoin d'enkystements solitaires chez ces dernières. Il n'en est pas de même en ce qui concerne les Monocystidées parasites de Polychètes ; pour plusieurs espèces en effet des enkystements solitaires à côté d'enkystements par couples ont été enregistrés, c'est le cas pour *Lithocystis Schneideri* Giard, pour *Gonospora varia* Léger, pour *Gonospora longissima* Caull. et Mesn. Ce que les découvertes de Siedlecki, de Léger, de Léger et Duboscq nous ont appris sur les phénomènes de fécondation qui se passent dans le kyste rendent ces enkystements solitaires difficiles à comprendre si on ne les interprète pas comme des faits anormaux. L'existence simultanée d'ailleurs pour une même espèce d'enkystements doubles et d'enkystements solitaires est en faveur de cette interprétation. La conjugaison de kystes que décrit Cecconi semble un fait très exceptionnel ; d'autre part, la séparation des sexes maintenant bien prouvée par les recherches de Léger et de Léger (**1901** *a*) et Duboscq (**1902** *a*, **1903**), rend nécessaire la présence de deux individus dans chaque kyste pour qu'il puisse y avoir fécondation.

La membrane limitante du kyste est très mince ; elle jouit de propriétés sidérophiles très intenses.

Au début, les deux Grégarines remplissent exactement le kyste. Elles paraissent identiques ; on n'observe pas dans leurs cytoplasmes respectifs ces différences qui permettent à Léger et Duboscq (1903) de distinguer chez *Pterocephalus*, bien avant le développement des spermatozoïdes et des ovules, la Grégarine mâle et la Grégarine femelle. Le cytoplasme chez les *Urospora* enkystées est uniformément constitué par un réseau à fines mailles, ponctué de nombreuses granulations sidérophiles. Dans le noyau, la chromatine se pulvérise en une innombrable quantité de grains fins remplissant toute la sphère nucléaire.

Entre le stade où les deux Grégarines n'ont encore subi aucune transformation fondamentale et celui où les sporocystes sont différenciés, je n'ai observé qu'un seul intermédiaire et cet intermédiaire n'est représenté dans mon matériel d'études que par un unique exemple, c'est dire qu'on ne doit accepter qu'avec réserves les résultats de son observation. Les noyaux ont subi un certain nombre de divisions ; les petits noyaux au repos ou en mitose sont éparpillés dans toute l'étendue du kyste sans localisation spéciale apparente. La ligne de séparation des deux Grégarines n'est plus continue (pl. VII, fig. 71) : sur une certaine étendue il y a fusion des deux cytoplasmes et la situation de noyaux sur le pont qui unit les deux conjoints semble indiquer la possibilité d'échanges entre ceux-ci.

Pour *Monocystis ascidiae* d'après Siedlecki (1899), pour le *Diplocystis* du Grillon d'après Cuénot (1901), pour *Pterocephalus* d'après Léger et Duboscq (1903), l'individualisation des deux Grégarines enkystées ne cesse qu'après le développement des gamètes ; il y aurait donc chez *Urospora* un processus particulier, mais je rappelle encore une fois que je n'ai eu à ma disposition qu'un seul kyste au stade en question et qu'il serait imprudent de tirer de son examen une affirmation trop catégorique.

Dans les divers exemples où l'évolution du kyste a pu être intégra-

lement suivie, la multiplication nucléaire suivie du morcellement du cytoplasme conduit à la formation d'éléments dont la fusion par paires représente une véritable copulation. Chez *Urospora*, je n'ai pas assisté à la différenciation des gamètes, ni à leur union par couples, je n'en suis pas moins convaincu que la copulation existe et que les deux individus enkystés sont de sexes différents. Un kyste que j'ai représenté (pl. VII, fig. 72) est très instructif à ce point de vue. L'un des hémisphères est occupé par une masse de sporocystes uninucléés, mais chez beaucoup de ces derniers le noyau paraît formé de deux masses incomplètement fusionnées, l'une irrégulièrement sphérique, l'autre plutôt allongée. Tout engage à voir dans cette disposition le terme d'une fécondation. La deuxième hémisphère du kyste contraste avec le premier par la coloration claire de son contenu et l'absence totale de noyaux libres ou d'éléments nucléés. Bien qu'il n'en présente pas absolument l'aspect, on doit homologuer cet hémisphère énucléé avec le reliquat mâle que Léger et Duboscq décrivent chez *Pterocephalus* et qui constituera le pseudo-kyste. Il y aurait donc dans le kyste d'*Urospora* un individu destiné à donner des éléments immobiles qui deviendront des sporocystes tandis que l'autre formera au contraire des éléments dont la mobilité est attestée par leur disparition. Si le cas d'*Urospora* était unique il serait téméraire de conclure; la connaissance de ce qui se passe chez les Grégarines stylorhynchides et chez *Pterocephalus* permet au contraire de le faire par analogie.

Il y aurait chez *Urospora*, comme chez *Stylorhynchus* et *Pterocephalus* développement de spermatozoïdes aux dépens d'un conjoint, d'ovules au dépens de l'autre, déplacement des premiers vers les seconds et fécondation.

Siedlecki (1899), chez *Monocystis ascidiae*, phénomène revu par Cuénot (1901) et Cecconi (1902) chez les Monocystidées des Lumbriciens, décrit la fécondation comme résultant de la fusion de deux éléments équivalents ; il y a isogamie. Les deux éléments sont mobiles et chacun d'eux provient probablement d'une Grégarine différente.

Devant les divergences qui existent entre les observations de Siedlecki et celles de Léger (1901 *a*), de Léger et Duboscq (1903), et les nôtres, nous nous sommes demandé si une lacune n'existait pas dans la suite des préparations fixées de Siedlecki.

L'anisogamie depuis la première observation de Léger (1901 *a*) tend à devenir un fait plus général pour les Grégarines et il paraît bien peu naturel que des observations qui concordent par tant de points comme celles des différents auteurs que je viens de citer soient en opposition sur un fait aussi important que la valeur respective des facteurs de la copulation.

Siedlecki a vu la danse des sporoblastes. Il en donne une description tout à fait comparable à celle de Léger pour *Stylorhynchus*. C'est le même mouvement pendulaire d'abord, la même course effrénée, le même bouillonnement ensuite, mais ce qui pour Léger est uniquement réservé aux gamètes mâles, est attribué sans distinction à tous les éléments par Siedlecki. Siedlecki ne donne pas de figure de la danse des sporoblastes, il ne semble pas l'avoir retrouvée dans ses préparations fixées. Et vraiment on ne s'explique pas la mobilité extrême d'éléments arrondis tels qu'il nous les représente. Alors que l'aspect des « danses » est le même, les caractères extérieurs, ceux qui donnent la mobilité, doivent se rapprocher et nous devons trouver dans les éléments mobiles de *Monocystis* une forme qui rappelle celle de ces éléments dans *Stylorhynchus* ou dans *Pterocephalus*, c'est-à-dire une forme plus ou moins élancée, et nous devons y constater surtout la présence d'un organe moteur, d'un cil. Siedlecki, il est vrai, n'a observé ni cette forme, ni ce cil sur le vivant. C'est là une sérieuse objection, seulement nous devons rappeler combien l'extrême mobilité des éléments, leur petitesse et leur transparence rendent l'observation difficile. D'un autre côté, Siedlecki n'a vu que des éléments mobiles. Le sont-ils véritablement? Siedlecki n'a-t-il pas pris pour un mouvement propre ce qui n'était qu'une bousculade provoquée par des éléments mobiles restés ceux-ci inaperçus? Pour *Stylorhynchus*, Léger (1901) a d'abord attribué la mobilité à

tous les éléments, c'est dans une deuxième note (1901 *a*) qu'il a distingué deux catégories chez ces derniers et qu'il insiste sur l'anisogamie. Il l'aurait fait dans sa première note, s'il en avait eu alors la possibilité. En admettant qu'une des gamètes ait échappé à Siedlecki sur le vivant, il en eût dû par contre constater la présence dans les préparations colorées. Or, il n'en est rien, et c'est pourquoi nous exprimons la crainte qu'une lacune, correspondant précisément à la fécondation et aux phénomènes la précédant immédiatement, ne se soit introduite dans la suite des observations de Siedlecki.

Il y a autre chose : Siedlecki est muet sur le reliquat mâle qui doit exister dans le kyste de *Monocystis ascidiae* si la fécondation s'y produit d'une façon analogue à celle que décrivent Léger et Duboscq pour *Pterocephalus* et que nous adoptons pour *Urospora*. Mais chez cette dernière le reliquat mâle n'est visible que fort peu de temps. Il dégénère rapidement et donne naissance à un liquide qui baigne les spores. Au moment de la fixation, ce liquide diffuse au dehors, le kyste se contracte et perd la forme régulièrement sphérique qu'il avait sur le frais. On constate cette contraction sur les coupes, de même qu'on y constate l'isolement des spores, alors qu'au contraire les sporocystes sont densément serrés les uns contre les autres quand le reliquat mâle est encore présent.

Si donc Siedlecki ne signale pas ce reliquat, cela peut tenir à ce que ses observations n'ont eu lieu qu'après sa disparition, disparition qui, je le répète, se produit chez *Urospora* presque immédiatement après la fécondation.

Évolution des Sporocystes. — Le sporocyste d'abord piriforme (pl. VIII, fig. 74) se développe rapidement. Il perd son prolongement et devient ovoïde en même temps que son noyau se dédouble (pl. VIII, fig. 75) par une mitose longitudinale. Une seconde mitose amène à quatre le nombre des noyaux. A ce stade l'épispore est formée (pl. VIII, fig. 77). Une dernière division donne les noyaux des huit sporozoïtes. Ceux-ci, régulièrement disposés en barillet comme dans *Gonospora longissima*, occupent presque tout le volume de la spore. Il n'y a pas

de reliquat appréciable (pl. VIII, fig. 78). Je n'insiste pas sur la description extérieure de la spore, DE SAINT-JOSEPH en a dit ce qu'il fallait.

En plaçant des spores dans le contenu de la cavité intestinale j'ai pu obtenir leur déhiscence et la sortie des sporozoïtes. Celle-ci s'opère par le pôle opposé au filament caudal.

Les sporozoïtes sont de petits éléments rigides, légèrement claviformes. L'extrémité la plus large se termine par une pointe effilée, c'est elle qui sort la première dans la déhiscence. Le noyau n'occupe pas une position fixe; d'ordinaire subcentral, il peut être projeté vers l'une quelconque des extrémités (pl. VIII, fig. 79-80). Sa structure est difficile à mettre en évidence. Généralement j'ai mieux réussi la coloration du noyau, lorsque le sporozoïte est encore dans la spore (pl. VIII, fig. 78) que lorsqu'il est mis en liberté. Dans ce dernier cas on n'obtient le plus souvent qu'une coloration massive (pl. VIII, fig. 79), quelquefois localisée simplement aux deux pôles (pl. VIII, fig. 80).

RAPPORTS DES GRÉGARINES ET DES AMIBOCYTES. — Dans une note récente, SIEDLECKI (**1903**) revient sur la question controversée des rapports des amibocytes et des Sporozoaires intracœlomiques; il est donc de toute opportunité d'apporter au débat les arguments que fournit l'observation de la conduite des amibocytes vis-à-vis d'*Urospora lagidis* aux divers stades de l'évolution de cette Grégarine. Examinons d'abord les faits.

Urospora lagidis dans sa forme végétative n'est jamais la proie des phagocytes, ceux-ci observent vis-à-vis d'elle une indifférence totale. Lorsque survient l'enkystement cette indifférence persiste tant que les deux Grégarines sont encore distinctes (pl. VIII, fig. 70-71); elle disparaît dès le début du développement des sporocystes (pl. VIII, fig. 72). A ce moment les amibocytes commencent à entourer le kyste. Ils lui forment bientôt un épais revêtement dans lequel on peut distinguer deux couches (pl. VIII, fig. 73), l'une interne dont les éléments anastomosés dans tous les sens donnent naissance à un tissu irrégulièrement reticulé, l'autre externe, plus dense, presque uniquement constituée d'amibocytes fusiformes.

Ainsi que je l'ai dit, c'est par l'union des amibocytes les plus externes avec les cellules péritonéales que les kystes se soudent à la paroi cœlomique.

Les kystes d'*Urospora sipunculi* Köll. que Léger (1892) a observés sur la face externe du tube digestif du Siponcle sont sans doute retenus par un procédé identique; la présence de la forme végétative du parasite dans le cœlome ne permet pas d'admettre un autre mode de liaison et en particulier le développement du kyste dans l'épaisseur de la tunique intestinale.

L'épais manteau de phagocytes qui enveloppe les kystes d'*Urospora lagidis* en sporulation ne semble nuire aucunement au développement de ces derniers : l'évolution de la spore se fait jusqu'à son dernier terme et c'est de kystes mûrs appendus dans le cœlome que j'ai pu faire éclore les spores et observer la sortie et les mouvements des sporozoïtes. La pénétration des amibocytes dans l'intérieur des kystes est un fait très rare. Dans la suite de mes recherches sur l'intestin de la Pectinaire, j'ai coupé, souvent involontairement, une grande quantité de kystes d'*Urospora* attachés aux organes étudiés : l'effraction des kystes par les phagocytes m'a paru tout-à-fait accidentelle.

Les diverses remarques que je viens de faire, concordent absolument avec les idées de Cuénot (1901) qui pose comme loi générale l'existence d'une chimiotaxie négative à l'égard des phagocytes pour la forme végétative des Grégarines cœlomiques. Siedlecki (1903) s'élève contre l'opinion de Cuénot : l'action différente des phagocytes vis-à-vis des divers stades de l'évolution des Grégarines cœlomiques est attribuée à la mobilité des uns, à l'inertie des autres. Siedlecki rappelle les observations de Léger (1897) sur *Lithocystis Schneideri*, de Labbé et Racovitza (1897) sur *Pterospora maldaneorum*, de Caullery et Mesnil (1898 *a*) sur *Gonospora longissima*, enfin les siennes propres sur *Caryotropha Mesnili*, pour soutenir cette hypothèse que l'indifférence des phagocytes à l'égard des formes végétatives n'est qu'apparente et que les mouvements seuls de ces divers Sporozoaires

les écartent. La faible mobilité de *Gonospora longissima* expliquerait la destruction fréquente de cette espèce par les amibocytes.

Le mouvement ne semble pas suffisant pour expliquer l'abstention des phagocytes. Le cas de *Diplocystis*, forme complètement immobile à l'état végétatif, le prouve surabondamment : Cuénot a montré en effet que seuls les individus morts attirent les phagocytes.

D'autre part, nous savons que les kystes restent souvent indemnes jusqu'à l'apparition des sporocystes ; pendant toute la période qui s'écoule entre le début de l'enkystement et la fécondation, on ne saurait invoquer la mobilité pour expliquer l'absence des phagocytes périphériques.

Il est une autre sérieuse objection à la théorie soutenue par Siedlecki ; elle résulte de l'englobement fréquent par les phagocytes d'organismes mobiles, en particulier de Nématodes.

Pour ces diverses raisons, il nous semble préférable d'attribuer la répulsion des phagocytes pour les formes végétatives de Grégarines cœlomiques à quelque sécrétion défensive réservée à ce stade de l'évolution. Dès l'enkystement l'activité sécrétoire diminuerait peu à peu parallèlement au développement des phénomènes de reproduction ; elle disparaîtrait totalement en même temps que l'individualité des conjoints. Cette diminution progressive de la sécrétion explique l'envahissement également progressif de la surface du kyste par les phagocytes. Je ne vois d'ailleurs aucun inconvénient à accorder aussi aux mouvements des Grégarines cœlomiques, une action salutaire complémentaire.

Cette hypothèse d'une sécrétion protectrice a l'avantage de s'appliquer à tous les cas. Elle permet de comprendre en particulier l'attraction des phagocytes par les seuls individus morts de *Diplocystis* ; elle cadre bien avec cette opinion de Cuénot que chez *Gonospora longissima*, les Grégarines qui succombent contre les phagocytes sont des individus malades ; nous dirons que pour ces derniers l'état pathologique a dû modifier ou anéantir le pouvoir sécrétoire.

On comprend aisément aussi que la sécrétion doive cesser lorsque les Grégarines sont solidement abritées des attaques de leurs ennemis éventuels par l'épaisseur de la membrane kystique. Il y a même lieu de se demander si la formation de cette dernière ne provient pas d'un détournement de la sécrétion protectrice des formes végétatives.

*
* *

Urospora lagidis de Saint-Joseph est certainement à l'heure actuelle l'espèce la mieux connue du genre. Je résume ici ses caractères.

Monocystidée lancéolée pouvant atteindre 500 μ, douée de mouvements pendulaires et péristaltiques. Kystes sphériques renfermant deux individus associés. Conjugaison hétérosexuelle. Spores bicornes terminées postérieurement par un long filament. 8 sporozoïtes.

Cavité générale de *Lagis Koreni* : kystes appendus à l'endothélium péritonéal par l'intermédiaire d'un revêtement d'amibocytes.

JOYEUXELLA TOXOIDES Brasil.

Dans une note préliminaire, j'ai fait connaître (**1902**) un Sporozaire inédit, parasite de l'épithélium intestinal de la Pectinaire, *Joyeuxella toxoïdes*. Ce parasite est assez fréquent dans les Pectinaires du littoral du Calvados, la plupart des individus le contiennent mais chacun d'eux n'en possède qu'un nombre relativement restreint. Ils sont localisés dans les cellules à ferment de l'intestin moyen.

Le plus généralement, une cellule infestée ne contient qu'un parasite, cependant on en observe quelquefois deux à l'intérieur d'un même élément (fig. XIX *b*). Il peut arriver par contre qu'une cellule devienne trop petite à un moment donné pour contenir le parasite qui s'y est introduit à l'état de sporozoïte. En ce cas la cloison intercellulaire disparaît et le parasite s'installe dans autant de cellules que sa taille l'exige (fig. XIX *c*).

D'une façon générale *Joyeuxella* se présente à l'état végétatif

sous la forme d'un croissant plus ou moins robuste, de section circulaire et dont les pointes sont légèrement rostrées à leur extrémité. La longueur de ces croissants est très variable : pour des individus adultes, c'est-à-dire pour des individus qui présentent des phénomènes de division nucléaire, elle peut osciller entre 15 et 35 μ. Ces croissants sont immobiles. Ils occupent dans les cellules hôtes l'espace compris entre le noyau et le plateau (fig. XIX *a*), s'y disposant parallèlement au grand axe de la cellule.



Fig. XIX. — *Joyeuxella toxoïdes* Brasil dans l'epithelium intestinal de *Lagis Koreni* Mgr. × 850.

S'il existe une membrane limitante, elle est très mince et dépourvue de toute organisation compliquée. Il se pourrait que cette membrane fût absente et remplacée par une simple condensation périphérique du cytoplasme. Le peu d'importance de l'épicyte, son absence même est en rapport avec le genre de vie totalement intracellulaire de *Joyeuxella*.

Le cytoplasme est granuleux, de structure très homogène sans différenciations ectoplasmiques. Il peut contenir de nombreuses inclusions chromophiles (pl. VIII, fig. 93-95) que j'interprète comme substances de réserve en les rapprochant des granulations chromatoïdes des Coccidies.

Le noyau se compose d'une grosse vésicule ovoïde renfermant un important karyosome sphérique. Je ne distingue pas de réseau. Une membrane périphérique semble faire défaut. Dans ma première note, j'ai signalé la présence constante d'un corpuscule dans le voisinage du noyau et je l'ai désigné sous le nom de micronucléus, sans

vouloir rien préjuger de sa valeur et de son rôle. J'ai reconnu depuis que ce « micronucléus » est loin d'être aussi fréquent que je le croyais. En étudiant les quelques stades connus de l'évolution de *Joyeuxella*, nous aurons l'occasion de rencontrer des cas où on l'observe.

On peut distinguer dans *Joyeuxella* deux types différents, une forme grêle (pl. VIII, fig. 86-91), une forme trapue (pl. VIII, fig. 92-97). A chacun de ces types correspondent des phénomènes nucléaires spéciaux. Je les étudierai séparément.

C'est à la forme grêle qu'appartiennent les phénomènes de multiplication schizogonique que j'ai antérieurement décrits. Le noyau, même avant sa fragmentation, présente d'ailleurs des caractères qui le distinguent de celui des formes trapues. Le karyosome est relativement plus volumineux, il semble à lui seul représenter tout l'appareil nucléaire.

La division nucléaire s'opère directement ou par une mitose primitive simple. La coloration massive des noyaux, aussi bien avant que pendant la division, empêche de suivre le phénomène dans ses détails. On voit uniquement le noyau s'étirer (pl. VIII, fig. 87, 89), s'étrangler en biscuit (pl. VIII, fig. 88) et donner ainsi naissance à deux noyaux secondaires (pl. VIII, fig. 89). Ceci paraît se rapporter à une amitose typique. La présence très fréquente auprès des noyaux qui se divisent, de deux petits corpuscules énergiquement sidérophiles (pl. VIII, fig. 88, 89) rend l'interprétation moins sûre. D'un autre côté, l'inégal volume de noyaux incontestablement issus d'une même division (pl. VIII, fig. 87), semble bien indiquer qu'il s'agit de divisions amitotiques, d'un mode d'ailleurs peut-être très particulier. Quoi qu'il en soit, au bout d'un certain nombre de divisions, on se trouve en présence d'une *Joyeuxella* présentant un grand nombre de petits noyaux. Ces petits noyaux ne se portent pas à la périphérie du parasite, ils se disposent assez régulièrement en une file centrale correspondant à son grand axe. Une petite masse cytoplasmique se condense autour de chacun d'eux; de ces associa-

tions résulte la formation d'un nombre égal de petits éléments claviformes. Ces petits éléments conservent la situation des noyaux ; ils siègent dans l'axe du parasite : toute la région périphérique est occupée par un reliquat de différenciation.

Les formes trapues de *Joyeuxella* ne présentent pas de division schizogonique. Le noyau conserve ici l'apparence d'une grosse vésicule ovoïde hyaline munie d'un karyosome sphérique central. Ce sont uniquement les formes trapues qui peuvent contenir des grains intracytoplasmiques chromatoïdes. Quelquefois un corpuscule entouré d'une auréole claire s'observe dans le cytoplasme (pl. VIII, fig. 92), au voisinage ou à quelque distance du noyau. Les formes trapues semblent devoir, à un moment donné de leur évolution, se condenser encore davantage (pl. VIII, fig. 95-97), et l'on constate alors la présence dans le cytoplasme de sphérules chromatiques (pl. VIII, fig. 97) dont l'origine nucléaire est probable (pl. VIII, fig. 96). La condensation continue, l'individu s'enkyste (pl. VIII, fig. 98) : à ce moment il renferme un certain nombre de petits corps nucléés et une sphère avec karyosome central dans laquelle on peut voir un reliquat nucléaire. Un dernier stade nous montre (pl. VIII, fig. 99) le kyste contenant une douzaine de petits éléments falciformes, très semblables à des spores de Sarcosporidies ; ces éléments sont rangés circulairement au centre du kyste ; la périphérie est occupée par du cytoplasme non différencié et quelques sphérules chromatiques.

L'enkystement ne semble pas nécessaire pour la différenciation des éléments falciformes, nous avons rencontré un individu nu (pl. VIII, fig. 100) contenant en effet de tels éléments disposés également circulairement autour de deux grosses masses chromatiques dont l'aspect rappelle bien celui d'un reliquat.

Ajoutons que nous avons souvent observé l'association, dans une même cellule (pl. VIII, fig. 94), d'un élément du type trapu et d'un élément grêle contenant, ce dernier, de petits corpuscules semblables d'aspect et de disposition identique aux corpuscules d'origine schizogonique.

Malgré les éléments dont nous disposons maintenant, il ne nous est pas encore possible d'établir avec quelque certitude le cycle évolutif de *Joyeuxella*, nous sommes réduits aux hypothèses et nous craignons de rester longtemps dans cette situation. Pour arriver au peu que nous savons, nous avons dû faire un nombre tel de préparations, sacrifier une quantité si considérable d'animaux que nous ne pouvons plus compter que sur un heureux hasard pour apporter quelque éclaircissement à l'histoire de *Joyeuxella*.

Tant qu'on ignorera son évolution complète, *Joyeuxella* restera un Sporozaire *incertae sedis;* l'état actuel de nos connaissances à son sujet nous engage à croire qu'il devra occuper dans la classification une place à part.

D'après nos observations, il semble résulter que les deux types reconnus dans *Joyeuxella* se rapportent à deux modes différents de multiplication. Le type grêle serait uniquement une forme schizogonique ; le type trapu représenterait un élément de multiplication sexuée, un ovocyte.

Dans la réunion dans une même cellule d'un de ces ovocytes et d'un individu contenant de petits éléments turbinés, faut-il voir une association fortuite, ou celle d'un ovocyte et d'un microgamétocyte ? Dans ce dernier cas, il faudrait admettre que les microgamètes et les mérozoïtes des schizontes ont un aspect très semblable et se différencient suivant un processus très analogue, ou bien, plus simplement qu'il n'y a pas de schizogonie et que les individus grêles correspondent eux aussi à une forme sexuée, la forme mâle. La suite de l'évolution de la forme trapue semble correspondre à la sporulation succédant à une fécondation ; elle aboutit à la formation de spores nues ou de sporozoïtes, rappelant par leur forme et la chromophilie de leur extrémité pointue, certaines spores de Sarcosporidies. Ces spores proviennent-elles de la transformation des corpuscules nucléés que nous avons observés dans les individus condensés et enkystés ? nous ne pouvons le dire. Si elles en sont issues, la transformation se fait graduellement car la présence simultanée

de corpuscules et de spores est fréquente (pl. VIII, fig. 99, 100).

Avec le cycle hypothétique que nous venons d'établir, *Joyeuxella* présente des affinités avec les Coccidies, les Sarcosporidies et les Haplosporidies.

Des Coccidies, *Joyeuxella* posséderait les deux modes de multiplication. Elle présente en outre la même prédilection pour les cellules intestinales. La forme et le nombre des microgamétocytes, le mode de sporulation, les caractères des spores, la situation externe des divers reliquats de différenciation éloignent d'ailleurs *Joyeuxella* du groupe des Coccidies.

Le cycle des Sarcosporidies, comme celui des Haplosporidies n'est pas entièrement connu, la comparaison avec *Joyeuxella* est donc moins concluante. J'ai dit que la formation des spores (?) de *Joyeuxella* rappelle ce qui se passe chez les Sarcosporidies où nous voyons le parasite se diviser en un certain nombre d'alvéoles nucléées dont chacune donnera des spores. Ces dernières présentent des rapports certains d'apparence avec les corpuscules falciformes des kystes de *Joyeuxella* ; c'est tout ce qu'il nous est permis de dire.

L'ordre des Haplosporidies a été créé par Caullery et Mesnil (1899 *b*) pour des Sporozoaires présentant des phénomènes de multiplication nucléaire. Mais outre que la multiplication nucléaire marche de pair avec la croissance du parasite, elle aboutit finalement à la sporulation. Ces caractères ne sont pas ceux de *Joyeuxella*.

Les Schizogrégarines de Léger (1900) par leur reproduction sexuée isogamique, leur siège presque exclusivement extra-cellulaire, leur mobilité et l'accroissement parallèle de la taille des schizontes et du nombre de leurs noyaux, diffèrent essentiellement de *Joyeuxella*.

Du cycle évolutif de *Toxosporidium* Caullery et Mesnil (1899 *a*) et de celui de *Siedleckia* Caullery et Mesnil (1898 *c*, 1899), on ignore trop pour qu'il soit possible d'établir les affinités de ces genres, et de les comparer avec *Joyeuxella*. Les différences par contre sont faciles à saisir.

Toxosporidium se présente sous la forme de croissants immo-

biles, uninucléés, logés dans les cellules phagocytaires de l'hôte (Sabelliens) et « rappelant au premier abord, une spore de Sarcosporidie ». Ces croissants dériveraient de groupes de sphérules incluses dans l'épithélium intestinal ; les sphérules en tombant dans le sinus péri-intestinal se transformeraient en croissants qui peu à peu sont englobés par les phagocytes.

De *Siedleckia* on ne connaît ni stade intracellulaire, ni multiplication sporulée. De plus, c'est un organisme mobile. L'augmentation du nombre de noyaux est concommittante de celle de tout l'être. C'est là un ensemble de caractères qui ne se trouvent pas chez *Joyeuxella*.

Dans notre première note, alors que nous ne connaissions de l'évolution de *Joyeuxella* que les phénomènes de multiplication schizogonique, nous avons admis qu'il y avait lieu de comparer cet organisme à la phase de reproduction asporulée que Caullery et Mesnil (1898, 1901) intercalent dans l'évolution de *Gonospora longissima*. Le second mode de multiplication qui, si nous n'en saisissons pas très bien le mécanisme, n'en n'existe pas moins, paraît si différent de la reproduction sexuée des vraies Grégarines que le rapprochement n'est plus indiqué, et qu'il n'y a aucune raison, par exemple, de considérer *Joyeuxella*, ainsi qu'on pourrait être tenté de le faire, comme représentant la phase de multiplication schizogonique d'*Urospora lagidis*.

Sporozoaire parasite de l'épithélium de la région terminale de l'intestin moyen.

On observe très fréquemment dans les cellules épithéliales de la région terminale de l'intestin moyen de la Pectinaire un petit Sporozoaire dont je n'ai pu déterminer l'évolution. Il est représenté par de petits organismes claviformes, immobiles, souvent réunis par couples et dans ce cas accolés tête-bêche (pl. VIII, fig. 84). Leur longueur ne dépasse pas 10 μ. Ils sont munis d'un noyau sphérique dans lequel la chromatine est disposée périphériquement sur la

membrane. A ces petits organismes nous réunissons des barillets que nous avons rencontrés très accidentellement au même niveau du tube digestif de la Pectinaire et dans la même situation (pl. VIII, fig. 81).

L'évolution de ce Sporozoaire, dont nous ne connaissons que les deux stades dont je viens de parler est très obscure. Elle ne permet encore aucune opinion sur la nature de ce parasite. Nous dirons par contre que l'aspect très différent sur le vivant de ce Sporozoaire et des divers stades de *Joyeuxella* interdit tout rapprochement entre ces deux organismes.

L'action des parasites sur l'épithélium intestinal.

En dehors des dislocations dont nous avons précédemment parlé, l'action exercée par *Joyeuxella* sur l'épithélium semble nulle. Les cellules parasitées ne paraissent pas souffrir de la présence d'un corps étranger. Le noyau ne subit aucune transformation. La sécrétion se fait normalement. Nous avons souvent rencontré des cellules contenant à la fois un parasite, des grains zymogènes, des corpuscules de graisse de réserve.

Le Sporozoaire de la région terminale de l'intestin moyen possède une influence toute autre. Dans la cellule qui l'héberge, il s'accole au noyau (pl. VIII, fig. 82, 84) qui souvent se réfléchit autour de lui (pl. VIII, fig. 83). Les premiers changements qu'on observe résident dans l'atrophie progressive du noyau. Alors que les noyaux des cellules indemnes sont, ainsi qu'on l'a vu, de grosses vésicules ovoïdes, ceux des cellules infestées s'étirent et diminuent peu à peu de volume (pl. VIII, fig. 82).

L'atrophie de la cellule suit celle du noyau ; elle débute par la région distale, la connexion avec la surface cuticulaire diminuant progressivement d'étendue, si bien que l'élément prend une forme pyramidale de plus en plus évidente. A un moment donné les relations avec la surface libre cessent, la cellule hôte n'est plus qu'une cellule basale intercalée entre deux cellules normales.

Les exemples des perturbations causées dans les cellules par les

Grégarines ne sont pas nombreux dans la littérature. Laveran et Mesnil (1900), Siedlecki (1901), Léger et Duboscq (1902 *b*), sont seuls à avoir fait des observations précises sur ce sujet. Cette pénurie nous engage à en citer ici un autre exemple, bien qu'il n'appartienne pas directement au sujet de nos recherches ; il est emprunté à l'histoire d'une Grégarine parasite du tube digestif de *Lipephile cultrifera* Gr., *Doliocystis pellucida* Köll. pour laquelle Mingazzini (1893) a créé le genre *Lecudina*.



Fig. XX. — *Doliocystis pellucida* Köll., fixé sur l'épithélium intestinal de *Lipephile cultrifera* Gr. Dégénérescence hypertrophique du noyau de la cellule support. × 300.

Doliocystis pellucida pendant une partie de son évolution est fixée sur une cellule épithéliale de l'intestin de son hôte. A un moment donné, elle s'en détache et il semble que ce détachement ne s'opère que sous des efforts continus, que par une contraction progressive de la Grégarine (fig. XX et XXI) : l'étendue de la surface fixée diminue peu à peu ; la Grégarine s'arrondit. La traction opérée sur la cellule épithéliale est manifestée par la saillie de celle-ci (fig. XXI). Après sa mise en liberté, la Grégarine continue sa condensation, son col disparaît peu à peu (fig. XXII).



Fig. XXI. — *Doliocystis pellucida* Köll., fixé sur l'épithélium intestinal de *Lipephile cultrifera* Gr. Traction exercée sur la cellule support. × 300.

La présence de *Doliocystis* à la surface d'une cellule épithéliale détermine l'attraction et l'hypertrophie du noyau de celle-ci. La

comparaison dans la figure XX du noyau de la cellule supportant le parasite avec ceux des cellules voisines rend exactement compte de ce fait remarquable.



Fig. XXII. — *Doliocystis pellucida* Köll. libres dans la cavité intestinale de *Lipephile cultrifera* Gr. × 200.

A côté de ces réactions épithéliales qui semblent se terminer à l'avantage du parasite, il en est d'autres qui constituent de véritables actes de défense du tissu. J'en donnerai deux exemples observés l'un chez *Lagis Koreni*, l'autre chez *Lipephile cultrifera*.



Fig. XXIII. — Englobement épithélial d'un corps étranger dans l'intestin de *Lagis Koreni* Mgr. × 600.

Fig. XXIV. — Rejet d'un corps étranger inclus dans l'épithélium intestinal de *Lipephile cultrifera* Gr. × 750.

Dans le premier (fig. XXIII), un parasite enkysté dans l'épithélium est mort et subit la dégénérescence graisseuse. Autour de lui les cellules se sont multipliées et se sont agencées en une sorte de kyste épithélioïde qui isole le corps étranger du reste de l'épithélium.

Ce exemple rentre dans le mode de défense que Léger et Duboscq (1902 *b*) désignent sous le nom d'englobement épithélial.

Dans le second exemple (fig. XXIV) qui doit se rapporter aussi à un parasite mort, les cellules épithéliales ont proliféré au-dessous de ce dernier. Elles tendent à reprendre le niveau commun et dans ce mouvement ascensionnel rejetteront dans la cavité intestinale la masse de substance inutile.

CONCLUSIONS

Toutes les cellules glandulaires de l'intestin moyen de la Pectinaire (*Lagis Koreni* Mgr.) sont du type holocrine.

Les cellules glandulaires claviformes proviennent d'une différenciation dégénérative des cellules banales de l'épithélium. Ces cellules se retrouvent à l'origine du tube digestif chez un grand nombre de Polychètes.

Il existe dans l'intestin de la Pectinaire des formations analogues à celles que Eisig a décrites chez les Capitellides sous le nom de « lymphatische Zell-Divertikel ». Ces *diverticules cellulaires épithéliaux* sont le siège d'une rénovation intense et continue.

Les cellules à ferment peuvent contenir de la graisse.

*
* *

Le cil proprement dit est indépendant de la brosse : il n'est pas inséré sur un bâtonnet de celle-ci, mais sur un bâtonnet spécial, le *bâtonnet cilifère*.

Les granulations basilaires des cils sont distinctes de celles de la brosse.

Les racines ciliaires sont constantes au pied des cils. Elles font partie intégrante de l'appareil vibratile. Leur disparition coïncide avec la dégénérescence du cil mobile. Leur importance massive est en relation directe avec l'activité de ce dernier.

La sécrétion des ferments débute par des expulsions nucléaires auxquelles la chromatine et le nucléole contribuent.

La présence de filaments ergastoplasmiques est démontrée dans certaines glandes spéciales de l'intestin moyen.

La dégénérescence nucléaire s'opère par pycnose, karyorhexis ou chromatolyse.

La cellule vieillie peut être expulsée en totalité (noyau en chromatolyse); elle peut s'atrophier sur place (noyau en pycnose ou en karyorhexis).

L'épithélium est le siège d'une rénovation continuelle dont l'intensité est en rapport avec l'activité sécrétoire de la région considérée.

La rénovation se fait par voie mitotique. Les noyaux en division sont superficiels.

Les mitoses donnent naissance à des éléments dont les uns évoluent en cellules qui présideront aux phénomènes de la digestion (trophocytes) et dont les autres conservent le caractère embryonnaire. Ces derniers seuls possèdent la propriété de se diviser mitotiquement et de leur division ultérieure résultera encore la production de trophocytes et de cellules multiplicatrices. Les premiers meurent à chaque génération sans se diviser, les secondes seules se succèdent en ligne directe.

Les amitoses qu'on peut observer dans l'intestin donnent naissance à des cellules plurinucléées dont tous les noyaux sont voués à une dégénérescence inéluctable.

*
* *

L'intestin moyen de la Pectinaire sécrète une amylase, une trypsine et bien probablement une lipase.

Les corpuscules d'apparence huileuse si souvent signalés dans

l'épithélium de l'intestin moyen des Polychètes ne constituent pas une sécrétion digestive comme beaucoup d'auteurs l'ont affirmé. Ils représentent les réserves nutritives qui se font chez les Polychètes sous forme de graisse localisée dans l'épithélium intestinal. Le glycogène paraît faire défaut.

Les phénomènes d'excrétion intestinale décrits chez un certain nombre de Polychètes n'ont pu être mis en évidence chez *Lagis Koreni*.

Avec sa sécrétion de ferments agissant sur les trois catégories principales d'aliments (hydrates de carbone, substances protéiques, graisses), avec l'accumulation dans son épithélium des réserves nutritives (graisse) et de produits d'excrétion (concrétions urinaires et pigments), l'intestin des Polychètes est un appareil digestif complet. La localisation dans sa paroi et dans sa cavité de tous les phénomènes digestifs, l'absence dans bien des cas de diverticules spécialisés en font un appareil digestif primitif.

La différenciation de diverticules spécialisés pour une sécrétion unique (Arénicole), pour des phénomènes de sécrétion et d'excrétion (Aphroditiens, d'après Darboux) marque un progrès dont le « foie » des Mollusques représente un degré supérieur.

*
* *

La forme végétative d'*Urospora lagidis* vit librement dans le cœlome de la Pectinaire.

L'enkystement se fait par couples. La conjugaison est hétérosexuelle.

La forme végétative et les premiers stades de développement des kystes sont doués de propriétés chimiotactives négatives vis-à-vis des amibocytes.

La mobilité des formes végétatives (Siedlecki) ne suffit pas à expliquer la répulsion des amibocytes ; la présence d'une sécrétion protectrice est probable.

Les kystes avancés en développement sont entourés d'un épais

revêtement d'amibocytes. C'est par l'intermédiaire de ces derniers que les kystes se soudent à l'endothélium péritonéal.

Deux types existent chez *Joyeuxella toxoïdes*, une forme grêle présentant des phénomènes de multiplication schizogonique, une forme trapue qui semble un stade de multiplication sexuée. Ce serait un ovocyte qui, après fécondation se condenserait pour s'enkyster et procéder à la sporulation.

Un Sporozoaire indéterminé, parasite de l'épithélium de l'intestin moyen terminal de *Lagis Koreni*, amène chez la cellule parasitée des phénomènes d'atrophie débutant par le noyau. L'hypertrophie nucléaire est au contraire déterminée chez *Lipephile cultrifera* par les stades fixés de *Doliocystis pellucida*.

Les corps étrangers (parasites morts) introduits dans l'épithélium provoquent des réactions du tissu ayant pour conséquence l'englobement ou le rejet de ces corps.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1897. Apathy (S.). Das leitende Element des Nervensystems und seine topographische Beziehungen zu den Zellen. (*Milth. zool. Stat. Neapel*, Bd. XII).

1902. Attems (C.). Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Scololepis fuliginosa* Clap. (*Arb. der zool. Inst. Univ. Wien*, Bd. XIV).

1896. Balbiani (E.-G.) et F. Henneguy. Sur la signification physiologique de la division cellulaire directe. (*C.-R. Acad. Sc. Paris*, T. CXXIII).

1883. Barfurth (D.). Ueber den Bau und die Thätigkeit der Gastropodenleber. (*Arch. mikrosk. Anat.*, Bd. XXII).

1885. Barfurth (D.). Vergleichend-histochemische Untersuchungen über das Glykogen. Die Glykogenfunktion der Gastropodenleber. (*Arch. mikrosk. Anat.*, Bd. XXV).

1898. Bataillon (E). Analyse d'un mémoire de Reinhard. (*L'année biologique*, T. II).

1899. Benda (C.). Weitere Mittheilungen über die Mitochondria. (*Verh. physiol. Ges. Berlin*, nº 4-7).

1901. Benda (C.). Ueber neue Darstellungsmethoden der Central-

körperchen und die Verwandschaft der Basalkörper der Cilien mit Centralkörperchen. (*Arch. Anat. und Physiol. Physiol. Abth.*, 1901).

1898. BENSLEY (R.). The structure of the Mammalian gastric Glands. (*Quat. Journ. microsc. Sc.*, vol. XLI).

1903. BEZZENBERGER (E.). Ueber Infusorien auf asiatische Anuren. (*Arch. Protistenk.*, Bd. III).

1898. BIEDERMANN (W.). Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. I. Die Verdauung der Larven von *Tenebrio molitor*. (*Pflüger's Arch. f. Physiol.*, Bd. LXXII).

1899. BIEDERMANN (W.). et P. MORITZ. Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. III. Ueber die Funktion des sogenannten Leber der Mollusken. (*Pflüger's Arch. f. Physiol.*, Bd. LXXV).

1889. BIZZOZERO (G.). Ueber die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. (*Arch. mikrosk. Anat.*, Bd. XXXIII).

1893. BIZZOZERO (G.). Ueber die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. (*Arch. mikrosk. Anat.*, Bd. XLII).

1897. BOLLES LEE (A.). Les sphères attractives et le Nebenkern des Pulmonés. Réponse à certaines objections. (*La Cellule*, T. XVI).

1901. BOTTAZZI (F.). Contribution à la physiologie comparée de la digestion. (*Arch. ital. Biol.*, T. XXXV).

1899. BRANCA (A.). Recherches sur la cicatrisation épithéliale. Epithéliums pavimenteux stratifiés. (*Journ. Anat. et Physiol.*, T. XXXV).

1902. BRASIL (L.). Notes sur l'intestin de la Pectinaire (*Lagis Koreni* Malmgren). (*Arch. Zool. exp.*, [3], T. X ; *Notes et Revue*, n° 1).

1902*a*. BRASIL (L.). *Joyeuxella toxoides* n.g., n.sp., Sporozoaire parasite de l'épithélium intestinal de *Lagis Koreni* Malmgren. (*Arch. Zool. exp.*, [3], T. X ; *Notes et Revue*, n° 1).

1903. BRASIL (L.) Origine et rôle de la sécrétion des cœcums œsophagiens de l'Arénicole. (*Arch. Zool. exp.*, [4], T. I ; *Notes et Revue*, n° 1).

1888. BRUNOTTE (C.). Recherches anatomiques sur une espèce du genre *Branchiomma*. (*Trav. Stat. zool. Cette*, T. III).

1899. BRUYNE (C. de). Signification physiologique de l'Amitose. (*C.-R. Assoc. Anatomistes*, Ie Sess., Paris).

1901. CADE (A.). Étude de la constitution histologique normale et de quelques variations fonctionnelles et expérimentales des

éléments sécréteurs des glandes gastriques du fond chez les Mammifères. (*Arch. Anat. microsc.*, T. IV).

1898. Caullery (M.) et F. Mesnil. Sur une Grégarine cœlomique présentant dans son cycle évolutif une phase de multiplication asporulée. (*C.-R. Soc. Biol.*, T. L).

1898 *a*. Caullery (M.) et F. Mesnil. Les formes épitoques et l'évolution des Cirratuliens. (*Ann. Univ. Lyon*, Fasc. XXXIX).

1898 *b*. Caullery (M.) et F. Mesnil. Étude de morphologie externe chez les Annélides. IV. La famille nouvelle des Lévinséniens. Revision des Ariciens. Affinités des deux familles. Les Apistobranchiens. (*Bull. scient. France et Belgique*, T. XXXI).

1898 *c*. Caullery (M.) et F. Mesnil. Sur un Sporozoaire aberrant. (*C.-R. Soc. Biol.*, T. L).

1899. Caullery (M.) et F. Mesnil. Sur quelques parasites internes des Annélides. (*Trav. Stat. zool. Wimereux*, T. VII).

1899 *a*. Caullery (M.) et F. Mesnil. Sur les parasites internes des Annélides polychètes, en particulier de celles de la Manche. (*Assoc. fr. Avanc. Sc.*, Congr. Boulogne-sur-Mer.)

1899 *b*. Caullery (M.) et F. Mesnil. Sur le genre *Aplosporidium* (nov.) et l'ordre nouveau des Aplosporidies. (*C.-R. Soc. Biol.*, T. LI).

1901. Caullery (M.). et F. Mesnil. Le parasitisme intracellulaire et la multiplication asexuée des Grégarines. (*C.-R. Soc. Biol.*, T. LIII).

1902. Cecconi (J.). De la sporulation de la *Monocystis agilis* Stein. (*Arch. Anat. microsc.*, T. V).

1893. Chapeaux (M.). Sur la nutrition des Echinodermes. (*Bull. Acad. roy. Sc. Lett. Beaux-Arts Belgique*, [3], T. XXVI).

1893 *a*. Chapeaux (M.). Recherches sur la digestion des Cœlentérés. (*Arch. Zool. exp.*, [3], T. I).

1864. Claparède (E.). Glanures zootomiques parmi les Annélides de Port-Vendres (Pyrénées-Orientales). (*Mém. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève*, T. XVII).

1868-1870. Claparède (E.). Les Annélides chétopodes du golfe de Naples. (*Mém. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève*, T. XIX et XX).

1873. Claparède (E.). Recherches sur la structure des Annélides sédentaires. (*Mém. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève*, T. XXI).

1887. Coen (E.). Beiträge zur normalen und physiologische Histologie der Milchdrüse. (*Ziegler's Beit. zur path. Anat.*, Bd. II).

1903. Conte (A.) et C. Vaney. Sur la structure de la cellule trachéale d'Œstre et l'origine des formations ergastoplasmiques. (*C.-R. Acad. Sc. Paris*, T. CXXXVI).

1892. Cuénot (L.). Études physiologiques sur les Gastéropodes pulmonés. (*Arch. de Biol.*, T. XII).

1895. CUÉNOT (L.). Études physiologiques sur les Crustacés décapodes. (*Arch. de Biol.*, T. XIII).

1897. CUÉNOT (L.). Études physiologiques sur les Oligochètes. (*Arch. de Biol.*, T. XV).

1898. CUÉNOT (L.). Analyse d'un travail de Balbiani et Henneguy. (*L'Année biologique*, T. II).

1899. CUÉNOT (L.). La fonction excrétrice du foie des Gastéropodes pulmonés. Critique d'un travail de Biedermann et Moritz. (*Arch Zool. exp.*, [3], T. VII; *Notes et Revue*, nº 2).

1901. CUÉNOT (L.). Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. (*Arch. de Biol.*, T. XVII).

1899. DARBOUX (G.). Recherches sur les Aphroditiens. (*Bull. scient. France et Belgique*, T. XXXIII).

1893. DUCLERT (L.). Étude histologique de la sécrétion lactée. (Montpellier, 1893).

1864-1868. EHLERS (E.). Die Borstenwürmer. (Leipzig, Engelmann, 1864-1868).

1887. EISIG (H.). Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. (*Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, Bd. XVI).

1899. EISIG (H.). Zur Entwickelungsgeschichte der Capitelliden. (*Mitth. zool. Stat. Neapel*, Bd. XIII).

1900. EISMOND (J.). Ueber die Natur der sogenannten kinetischen Centren der Zellen. (*Anat. Anz.*, Bd. XVIII, *Ergänzhft.*).

1899. ELLERMANN (W.). Ueber die Structur der Darmepithelzellen von Helix (*Anat. Anz.*, Bd. XVI).

1880. ENGELMANN (T.-W.). Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen. (*Pflüger's Arch. f. Physiol.*, Bd. XXXV).

1897. FAUVEL (P.). Recherches sur les Ampharétiens. (*Bull. scient. France et Belgique*, T. XXX).

1897*a*. FAUVEL (P.). Observations sur la circulation des Amphicténiens [Annélides polychètes sédentaires]. (*C.-R. Acad. Sc. Paris*, T. CXXV).

1903. FAUVEL (P.). Le Tube des Pectinaires [Annélides polychètes sédentaires]. (*Mém. d. Pontif. Accad. Rom. d. Nuovi Lincei*, Vol. XXI).

1902. FÉLIZET (G.) et A. BRANCA. Recherches sur le testicule en ectopie. (*Journ. Anat. et Physiol.*, T. XXXVIII).

1899. FISCHER (A.). Fixirung, Farbung und Bau des Protoplasmas. (Iena, 1899).

1892. FLEMMING (W.). Zelle. Entwiklung und Stand der Kentnisse über Amitose. (*Ergebn. Anat. und Entwick. v. Merkel und Bonnet*, Bd. II : 1892).

1895. FLEMMING (W.). Antwort an Herrn Professor G. Paladino. (*Anat. Anz.*, Bd. X).

1887 Fraipont (J.). Le genre *Polygordius*. (*Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, Bd. XIV).

1877. Frédérick (L.). La digestion des albuminoïdes chez quelques Invertébrés. (*Arch. Zool. exp.*, [1], T. VII).

1878 Frédérick (L.). Sur la digestion des albuminoïdes chez quelques Invertébrés. (*Bull. Acad. roy. Belgique*, [2], T. XLVI).

1886. Frenzel (J.). Zum feineren Bau des Wimperapparats. (*Arch. mikrosk. Anat.*, Bd. XXVIII).

1888. Frenzel (J.). Mikrographie der Mitteldarmdrüse der Mollusken. (*Nova Acta der Kais. Leop. Carol. deutsch. Akad. der Naturf.*, Bd. XLVIII).

1891. Frenzel (J.). Der Mechanismus der Secretion. (*Centralbl. für Physiol.*, 1891).

1891*a*. Frenzel (J.). Zur Bedeutung der amitotischen (direkten) Kerntheilung. (*Biol. Centralbl.*, Bd. XI).

1893. Frenzel (J.). Die Mitteldarmdrüse der Flusskrebses und die amitotische Zelltheilung. (*Arch. mikrosk. Anat.*, Bd. XLI).

1898. Gamble (F.-W.) et J.-H. Ashworth. The habits and structure of *Arenicola marina*. (*Quart. Journ. microsc. Sc.*, Vol XLI).

1900. Gamble (F.-W.) et J.-H. Ashworth The anatomy and classification of the *Arenicolidæ*, with some observations on their postlarval stages (*Quart. Journ. microsc. Sc.*, Vol. XLIII).

1897. Garnier (C.). Les filaments basaux des cellules glandulaires (*Bibliogr. anat.*, T. V).

1900. Garnier (C.). Contribution à l'étude de la structure et du fonctionnement des cellules glandulaires séreuses. Du rôle de l'ergastoplasme dans la sécrétion. (*Journ. Anat. et Physiol.*, T. XXXVI).

1881. Gaule (J.). Die Flimmerepithel der *Aricia fœtida*. (*Arch. Anat. und Physiol., Physiol. Abth.*, 1881).

1881*a*. Gaule (J.). Kerne, Nebenkerne und Cytozoen. (*Centralbl. med. Wiss.*, 1881).

1873. Graber (V.). Die Gewebe und Drüsen der Anneliden Œsophagus. (*Wiener Sitzber. Akad. Math. Phys. Cl.*, Bd. LXVII).

1896. Gravier (C.). Recherches sur les Phyllodociens. (*Bull. scient. France et Belgique*, T. XIX).

1901. Gross (J.). Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage. (*Zeitsch. wiss. Zool.*, Bd. LXIX).

1901 Gurwitsch (A.). Studien über Flimmerzellen. Theil I : Histogenese der Flimmerzellen. (*Arch. mikrosk. Anat.*, Bd. LVII).

1897. Hammar (J.). Ueber Sekretionserscheinungen im Nebenhoden der Hundes. (*Arch. Anat. und Physiol.*, *Supp.* 1897).

1878. Hatschek (B.). Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. (*Arb. der zool. Inst. Univ. Wien*, Bd. I).

1890. Heidenhain (M.). Beiträge zur Kenntniss der Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen. (*Arch. mikrosk. Anat.*, Bd. XXXV).
1899. Heidenhain (M.). Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der fäserförmigen Differenzierung. (*Anat. Anz.*, Bd. XVI).
1899*a*. Heidenhain (M.). Ueber die Struktur der Darmepithelzellen. (*Arch. mikrosk. Anat.*, Bd. LIV).
1888. Heidenhain (R.). Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. (*Pflüger's Arch. f. Physiol.*, Bd. XLIII)
1896. Henneguy (F.). Leçons sur la Cellule Morphologie. Reproduction. (Paris, Carré, 1896).
1898. Henneguy (F.). Sur les rapports des centrosomes avec les cils vibratiles. (*C.-R. Acad. Sc. Paris*, T. CXXVI).
1898*a*. Henneguy (F.). Rapports des cils vibratiles avec les centrosomes. (*Arch. Anat. microsc.*, T. I).
1900. Henry (A.). Etude histologique de la fonction sécrétoire de l'épididyme chez les Vertébrés supérieurs. (*Arch. Anat. microsc.*, T. III).
1901. Heymons (R.). Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender (*Zoologica*, Hft. XXXIII).
1902 Holmgren (N.). Studien ueber Cuticularbildungen. I. Ueber Cuticularbildungen bei *Chaetoderma nitidulum* Lovén. (*Anat. Anz.*, Bd. XXII).
1899. Hoyer (H.) Ueber das Verhalten der Kerne bei der Konjugation des Infusors *Colpidium colpoda*. (*Arch. mikrosk. Anat.*, Bd. LIV).
1883. Jacobi (R.). Anatomisch-histologische Untersuchung der Polydoren der Kielerbucht. (Kiel, *Inaug. Diss.*).
1902. Joseph (H.). Beiträge zur Flimmerzellen und Centrosomenfrage (*Arb. der zool. Inst. Univ. Wien*, Bd. XIV).
1887. Jourdan (E.). Histologie du genre Eunice. (*Ann. Sc. nat.*, *Zool. et Paléont.* [7], T. II).
1887*a*. Jourdan (E.). Etude anatomique sur le *Siphonostoma diplochaetos*. (*Ann. Mus. Hist. nat. Marseille*, T. III).
1890. Joyeux-Laffuie (J.). Etude monographique du Chétoptère. (*Arch. Zool. exp.*, [3], T. VIII).
1871. Kowalewski (A.) Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. (*Mém. Acad. Sc. Saint-Pétersbourg*, [7], T. XVI).
1895. Krompecher (E.) Ueber die Mitose mehrkerniger Zellen und die Beziehungen zwischen Mitose und Amitose. (*Arch. pathol. Anat.*, Bd. CXLII).
1880. Krukenberg. Beiträge zur Kenntniss der Verbreitung des Harnstoffs und der Amidosaüren bei Wirbellosen. (*Vergl. Stud.*, Bd. I).

1881. Krukenberg. Weitere Studien über den Verdauungsvorgang bei Wirbellosen. (*Vergl. Stud.*, Bd. I).
1882. Krukenberg. Ueber die Enzimbildung in den Geweben und Gefässen der Evertebraten. (*Untersuch. physiol. Inst. Heidelberg*, Bd II).
1903. Labbé (A.). La Cellule. (*L'Année biologique*, T. VI).
1897. Labbé (A.) et E Racovitza. *Pterospora maldaneorum* n.g., n.sp., Grégarine nouvelle parasite des Maldaniens. (*Bull. Soc. zool. France*, T. XXII).
1899. Laguesse (E.). Corpuscules paranucléaires (parasomes, filaments basaux et zymogène). (*Soc. Biol., cinquantenaire*).
1901. Launoy (L.). Sur la présence de formations ergastoplasmiques dans les glandes salivaires des Ophidiens. (*C.-R. Soc. Biol.*, T. LIII)
1903. Launoy (L.). Contribution à l'étude des phénomènes nucléaires de la sécrétion [Cellules à venin. Cellules à enzyme]. (*Ann. Sc. nat , Zool. et Paléont.*, [8], T. XVIII).
1900. Laveran (A.) et F. Mesnil. Sur quelques particularités de l'évolution d'une Grégarine et la réaction de la cellule-hôte. (*C.-R. Soc. Biol.*, T. LII).
1892. Léger (L.). Recherches sur les Grégarines. (*Tabl. zool.*, T. III).
1897. Léger (L.). Contribution à la connaissance des Sporozoaires parasites des Echinodermes. Etude sur le *Lithocystis Schneideri* (*Bull. scient. France et Belgique*, T. XXX).
1900. Léger (L.). Sur un nouveau Sporozoaire des larves de Diptères. (*C.-R. Acad. Sc. Paris*, T. CXXXI).
1901. Léger (L.). Sur la morphologie des éléments sexuels chez les Grégarines stylorhynchides. (*C.-R. Acad. Sc. Paris*, T. CXXXII).
1901*a*. Léger (L.). Les éléments sexuels et la copulation chez les *Stylorhynchus*. (*C.-R. Acad. Sc. Paris*, T. CXXXIII).
1900. Léger (L.) et O. Duboscq. Les Grégarines et l'épithélium intestinal. (*C.-R. Acad. Sc. Paris*, T. CXXX).
1900*a*. Léger (L.) et O. Duboscq. Notes biologiques sur les Grillons. IV. Sécrétion intestinale. (*Arch. Zool. exp.*, [3], T. VII ; *Notes et Revue*, nº 4).
1902. Léger (L.). et O. Duboscq. Sur la régénération épithéliale dans l'intestin moyen de quelques Arthropodes. (*Arch. Zool exp.*, [3], T. X ; *Notes et Revue*, nº 3).
1902*a*. Léger (L.) et O. Duboscq. Les éléments sexuels et la fécondation chez les *Pterocephalus*. (*C.-R. Acad. Sc. Paris*, T. CXXXV).
1902*b*. Léger (L.) et O. Duboscq. Les Grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates. (*Arch. Parasit.*, T. VI).
1903. Léger (L.) et O. Duboscq. La reproduction sexuée chez *Pterocephalus*. (*Arch. Zool. exp.*, [4]. T. I ; *Notes et Revue*, nº 9).

1898. Lenhossek (M. von). Ueber Flimmerzellen. (*Anat. Anz.*, Bd. XIV. *Ergänzhft.*).
1849. Leuckart. Zur Kenntniss des Fauna von Island. (*Arch. f. Nat.*, 1849).
1902. Limon (M.). Phénomènes histologiques de la sécrétion lactée. (*Journ. Anat. et Physiol.*, T. XXXVIII).
1898. Loeb (L.). Ueber Regeneration des Epithels. (*Arch. Entw. Mech.*, Bd. VI).
1892. Lönnberg. Kernstudien. (*Verh. biol. Vereins Stockholm*, Bd. IV).
1887. Lukjanow (S.-M.). Beiträge zur Morpologie der Zelle. (*Arch. Anat. und Physiol., Physiol. Abth., Supp*, 1887).
1903. Maier (H.-N.). Ueber der feineren Bau der Wimperapparats der Infusorien. (*Arch. Protistenk.*, Bd. II).
1893. Malaquin (A.). Recherches sur les Syllidiens. (*Mém. Soc. Sc et Arts Lille*, 1893).
1897. Mayer (S.). Zur Lehre vom Flimmerepithel insbesondere bei Amphibienlarve. (*Anat. Anz.*, Bd. XIV).
1901. Mesnil (F.). Recherches sur la digestion intracellulaire et les diastases des Actinies. (*Ann Inst. Past.*, T. XV).
1891. Meves (F.). Ueber amitotische Kerntheilung in des Spermatogonien des Salamanders und Verhalten der Attractionsphœere bei derselben. (*Anat Anz.*, Bd. VI).
1899. Meves (F.). Ueber den Einfluss der Zelltheilung auf den Sekretionsvorgang, nach Beobachtungen an der Niere der Salamanderlarve. (*Festschr. C. von Kupffer*, Iena. Fischer).
1882. Meyer (E.). Zur Anatomie und Histologie von *Polyophthalmus pictus* Clap. (*Arch. mikrosk. Anat.*, T. XXI).
1898. Michaëlis (L.). Beiträge zur Kenntniss der Milchsecretion. (*Arch. mikrosk. Anat.*, Bd. LI).
1893. Mingazzini (P.). Contributo alla conoscenza degli Sporozoi. (*Ric. Lab. Anat. norm. Univ. Roma*, T. III).
1900. Monti (R.). Sur la structure fine de l'estomac des Gastéropodes terrestres. (*Arch. ital. Biol*, T. XXXII).
1902. Murlin (J.-R.). Absorption and Secretion in the digestive System of the land Isopods. (*Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia.* Vol. LIV).
1891. Nicolas (A.). Recherches sur l'épithélium de l'intestin grêle. (*Intern. Monastschr.*. Bd. VIII).
1877. Nussbaum (M.). Ein Beitrag zur Lehre von der Flimmerbewegung. (*Arch. mikrosk. Anat.*, Bd. XIV).
1882. Nussbaum (M.). Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. (*Arch. mikrosk. Anat.*, Bd. XXI).
1895. Paladino (G.). Per l'amitosi nie Vertebrati. Una riposta al W. Flemming. (*Anat. Anz.*, Bd. X).
1896. Pereyaslewzewa (S.). Mémoire sur l'organisation de la *Nerilla*

antennata, O. Schm. (*Ann. Sc. nat., Zool. et Paléont.*, [8], T. I).
1899 PÜTTER (K.). Das Centrum für die Flimmer-und Geisselwegung. (*Anat. Anz.*, Bd. XV).
1900 PFLÜGER (E.). Die gegenwärtige Zustand der Lehre von der Verdauung und Resorption der Fette. (*Pflüger's Arch. f. Physiol.*, Bd. LXXXI.).
1898. PLATE (L.). Ueber regenerative Amitose, Degenerationerscheinungen und Phagocytose in der Athemröhren der Janellen. (*Arch. mikrosk. Anat.*, Bd LI).
1903 POWLOZOW (W.). Ueber kontraktile Fasern in einer Flimmerepithelart und ihre funktionnelle Bedeutung. (*Arch. mikrosk. Anat.*, Bd. LXIII).
1898-1899 PRENANT (A.). Sur le protoplasma supérieur (Archoplasma, Kinoplasma, Ergastoplasma). Etude critique. (*Journ. Anat. et Physiol.*, T. XXXIV et XXXV).
1899 PRENANT (A.). Cellules vibratiles et cellules à plateau. (*Bibliogr. anat.*, T. VII).
1900. PRENANT (A.). Notes cytologiques. V. Contribution à l'étude des cellules ciliées et des éléments analogues. (*Arch. Anat. microsc.*, T. III).
1900*a*. PRENANT (A.). Notes cytologiques. VI. Cellules trachéales des Œstres. (*Arch. Anat. microsc*,. T. III).
1895. PREUSSE (F.). Ueber die amitotische Kerntheilung in der Ovarien der Hemipteren. (*Zeitsch. wiss. Zool.*, Bd. LIX).
1849. QUATREFAGES (A. de). Etudes sur les types inférieurs de l'embranchement des Annelés. Mémoire sur la famille des Chlorémiens. (*Ann. Sc. nat., Zool.*, [3], T. XII).
1850 QUATREFAGES (A. de). Etudes sur les types inférieurs de l'embranchement des Annelés. Mémoire sur la famille des Polyophthamiens. (*Ann. Sc. nat , Zool.*, [3], T. XIII).
1865. QUATREFAGES (A. de). Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce. (Paris, 1865).
1895. RACOVITZA (E.). Sur le rôle des amibocytes chez les Annélides polychètes. (*C.-R. Acad. Sc. Paris*, T. CXX).
1896. RACOVITZA (E.). Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides polychètes. Anatomie, morphologie, physiologie. (*Arch. Zool. exp.*, [3], T. IV).
1895. RABL (H.). Ueber das Vorkommen von Nebenkernen in den Gewebezellen der Salamanderlarven. Ein Beitrag zur Kenntniss der Amitose. (*Arch. mikrosk. Anat.*, Bd. XLV).
1842. RATHKE (H.). Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Physiologie. Reisemerkungen aus Skandinavien nebst einem Anhanger über die rückschreitende Metamorphose der Thiere. (*N. Schr. Nat. Ges. in Danzig*, Bd. III).
1899 REGAUD (C.). Contribution à l'étude de la cellule de Sertoli et

de la spermatogenèse chez les Mammifères. (*Bibliog. anat.*, T. VII).

1901. REGAUD (C.). Études sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogenèse chez les Mammifères. (*Arch. Anat. microsc.*, T. IV).

1901. REGAUD (C.). et A. POLICARD. Phénomènes sécrétoires, formations ergastoplasmiques et participation du noyau à la sécrétion dans les cellules des corps jaunes chez le hérisson. (*C.-R. Soc. Biol.*, T. LIII).

1896. REINHARD (W.). Zur Frage über die amitotische Teilung der Zellen. (*Biol. Centralbl.*, Bd. XVI).

1882. RIETSCH (M.). Étude sur le *Sternaspis sculata*. (*Ann. Sc. nat., Zool. et Paléont.*, [6], T. XIII).

1903. ROHDE (E.). Untersuchungen über den Bau der Zelle. I. Kern und Kernkörper. (*Zeitsch. wiss. Zool.*, Bd. LXXIII).

1899. RÖHMANN. Einige Beobachtungen über die Verdauung der Kohlehydrate bei Aplysien. (*Centralbl. Physiol.*, Bd. XIII).

1900. ROUVILLE (E. de). Du tissu conjonctif comme régénérateur des Epithéliums. (*Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier*, Mém. nº 7).

1892. SABATIER (A.). Essai sur la vie et la mort. (Paris, Babé, 1892).

1898. SABATIER (A.) et E. DE ROUVILLE. Sur la genèse des Epithéliums. (*C.-R. Acad. Sc. Paris*, T. CXXVII).

1896. SACERDOTTI (C.). Ueber die Regeneration der Schleimepithels des Magendarmkanales bei den Amphibien. (*Arch. mikrosk. Anat.*, Bd. XLVIII).

1898. SAINT-JOSEPH (de). Les Annélides polychètes des côtes de France [Manche et Océan]. (*Ann. Sc. nat., Zool. et Paléont.*, [8], T. V).

1882-1887. SALENSKY (M.). Études sur le développemeut des Annélides. (*Arch. de Biol.*, T. III, IV et VI).

1894. SCHIMKEWITSCH (W.). Ueber die excretorische Thätigkeit des Mitteldarmes der Würmer. (*Biol. Centralbl.*, Bd. XIV).

1895. SCHMAUS (H.). et E. ALBRECHT. Ueber Karyorhexis. (*Virchow's Arch.*, Bd. CXXXVIII. *Supp.*).

1896. SCHNEIDER (G.). Ueber phagocytäre Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten. (*Zeitsch. wiss. Zool.*, Bd. LXI).

1900. SCHOENFELD (H.). La spermatogénèse chez le Taureau. (*Bibliogr. anat.*, T. VIII).

1900. SETTI (E.). L'Apparecchio digerente dell' « *Aphrodite aculeata* L. ». Ricerche anatomische. (*Ric. Lab. Anat. norm. Univ. Roma*, T. VII).

1899. SIEDLECKI (M.). Ueber die geschlechtliche Vermehrung der *Monocystis ascidiae* R. Lank.. (*Bull. intern. Ac. Sc. Cracovie*, Déc. 1899).

1901 Siedlecki (M.). Contribution à l'étude des changements cellulaires provoqués par les Grégarines. (*Arch. Anat. microsc.*, T. IV).

1903 Siedlecki (M.). Quelques observations sur le rôle des amibocytes dans le cœlome d'une Annélide. (*Ann. Inst. Pasteur*, T. XVII).

1902. Sinéty (R. de). Recherches sur la Biologie et l'Anatomie des Phasmes. (*Lierre, Joseph van In*, 1901).

1891. Soulier (A.). Études sur quelques points de l'anatomie des Annélides tubicoles de la région de Cette. Sécrétion du tube et appareil digestif. (Montpellier, 1891).

1901. Soulier (A.). Les premiers stades embryologiques de la Serpule. (*Acad. Sc. et Lett. Montpellier, Sect. Sc*, [2], T. III).

1883. Steen (J.). Anatomisch-histologische Untersuchung von *Terebellides Stroemi*. (*Ienaische Zeitsch. Nat. Wiss.*, Bd XVI).

1888. Steinhaus (J.). Les métamorphoses et la gemmation indirecte des noyaux dans l'épithélium de la *Salamandra maculosa*. (*Arch. Physio. norm. et path.*, T. IV).

1892. Steinhaus (J.). Die Morphologie die Milchabsonderung. (*Arch. Anat. und Physiol.*, *Physiol Abth.*, Supp.. 1892).

1874. Thanhoffer. Beiträge zur Fettresorption und histologischen Structur der Dünndarmzotten. (*Plüger's Arch. f. Physiol*, Bd. VIII.)

1899. Théohari (A.). Étude sur la structure fine des cellules principales de bordure et pyloriques de l'estomac à l'état de repos et à l'état d'activité sécrétoire. (*Arch. Anat. microsc.*, T. III).

1881. Vejdovsky (F.). Untersuchungen über die Anatomie, Physiologie und Entwickelung von *Sternaspis*. (*Denksch. Wiener Akad.*, T. XLIII).

1895. Ver Eecke (A.). Modification de la cellule pancréatique pendant l'activité sécrétoire. (*Arch. de Biol.*, T. XIII.).

1900. Vignon (P.). Les cils vibratiles. (*Causeries scient. Soc. zool. France*, 1900, n° 3).

1902. Vignon (P.). Recherches de Cytologie générale sur les Épithéliums. L'appareil pariétal protecteur ou moteur. Le rôle de la coordination biologique. (*Arch. Zool. exp.*, [3], T. IX).

1898. Weiss (J.). Ueber die Bildung von Zucker aus Fett im Thierkörper. (*Zeitsch. physiol. Chem.*, Bd. XXIV).

1901. Werthemer (E.). Sur les propriétés digestives du suc pancréatique des animaux à jeun. (*C.-R. Soc. Biol.*, T. LIII).

1901. Werthemer (E.) et Laguesse. Sur l'indépendance du grain de zymogène et du ferment diastatique dans le pancréas. (*C.-R. Soc. Biol.*, T. LIII).

1899. Willem (V.). Observations sur l'excrétion chez l'Arénicole (*Trav. Stat. zool. Wimereux*, T. VII).

1899. WILLEM (V.) et A. MINNE. Recherches sur la digestion et l'absorption intestinale chez le Lombric. (*Livre jubilaire van Bambeke*, Bruxelles, 1899).

1851. WILLIAMS (T.). Report on the British Annelida. (*Report of the twenty-first meeting of the british Assoc. for Advanc. of Sci.*, 1851).

1885. WIRÉN (A.). Om cirkulations-och digestions-organen hos Annelider of Familjerna *Ampharetidae*, *Terebellidae* och *Amphictenidae*. (*Kongl. Svenska Vet.-Akad. Handl.*, Bd. XXI).

1887. WIRÉN (A.). Beiträge zur Anatomie und Histologie der limivoren Anneliden. (*Kongl. Svenska Vet.-Akad. Handl.*, Bd. XXII).

1891. ZIEGLER (H.-E.) et O. VOM RATH. Die amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden. (*Biol. Centralbl.*, Bd. XI).

1898. ZIMMERMANN (K.-W.). Beiträge zur Kenntniss einiger Drüsen und Epithelien. (*Arch. mikrosk. Anat.*, Bd. LII).

TABLE DES MATIÈRES

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE IV

FIG. 1. *Lagis Koreni* Mgr. Epithélium de l'œsophage. Flemming. Hématoxyline de Heidenhain. × 1000.

FIG. 2-9. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen, région des glandes claviformes. Flemming. Safranine-Carmin d'indigo picrique.

Fig. 2. Une portion de l'épithelium montrant les cellules ciliées, les cellules glandulaires claviformes, deux cellules en dégénérescence, un element de remplacement en mitose. × 700.

Fig. 3. Une cellule en dégénérescence avec noyau en pycnose. × 850.

Fig. 4-9. Cellules en dégénérescence avec noyaux aux divers stades du karyorhexis. × 850.

FIG. 10. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Deux cellules à ferment et une cellule à sécrétion muco-graisseuse. Flemming. Safranine-Carmin d'indigo picrique. × 850.

FIG. 11. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Deux cellules à ferment dont l'une n'a pas encore élaboré de grains zymogènes et une cellule à sécrétion muco-graisseuse avec noyau basal. Flemming. Hématoxyline de Heidenhain. × 700.

FIG. 12. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Une cellule à sécrétion muco-graisseuse. Résolution en sphérules des segments du peloton. Flemming. Hématoxyline de Heidenhain. × 850.

FIG. 13-15. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Noyaux de cellules à sécrétion muco-graisseuse.

Fig. 13. Nucléole infiltré de graisse. Flemming. Safranine-Carmin d'indigo picrique. × 850.

Fig. 14. Enclave nucléaire en peloton. Flemming. Hématoxyline de Heidenhain. × 1000.

Fig. 15. Expulsion de l'enclave nucléaire. Flemming. Safranine-Carmin d'indigo picrique. × 850.

Fig. 16-17. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Noyaux de cellules à ferment. Flemming. Safranine-Carmin d'indigo picrique.

Fig. 16. Rassemblements nucléolaire et périphérique de la chromatine. × 850.

Fig. 17. Expulsion de grains zymogènes. × 850.

Fig. 18-19. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Cellules en dégénérescence hypertrophique dans la région des cellules à ferment. Flemming. Safranine-Carmin d'indigo picrique.

Fig. 18. Coupe oblique. Élaboration de plasmosomes. × 600.

Fig. 16. Expulsion de plasmosomes. × 500.

Fig. 20-22. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Cellules à ferment avec réserves de graisse et grains zymogènes (fig. 21). Flemming. Safranine-Carmin d'indigo picrique. × 850.

PLANCHE V

Fig. 23-26. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Région des diverticules cellulaires épithéliaux. Flemming. Safranine-Carmin d'indigo picrique.

Fig. 23. Début de l'évolution des éléments superficiciels. Noyaux profonds en chromatolyse. × 750.

Fig. 24. Dépôt de corpuscules de graisse dans les éléments superficiels qui commencent à descendre. Différenciations intra-nucléaires de hyalosphères. Noyaux profonds en chromatolyse. × 750.

Fig. 25. Descente des éléments superficiels. × 750.

Fig. 26. Fin de l'évolution des élements superficiels parvenus au fond de l'épithélium. Envahissement du cytoplasme par les sphérules de graisse. Dégénérescence chromatolytique des noyaux. × 750.

Fig. 27-32. *Arenicola marina* L. Épithélium des cœcums de l'origine de l'intestin cilié. Origine nucléaire de la sécrétion. Flemming. Safranine-Carmin d'indigo picrique.

Fig. 27. Noyau se préparant à l'élaboration de la sécrétion. × 1000.

Fig. 28-29. Excrétion nucléaire avec fragmentation du noyau. × 850.

Fig. 30. Dégénérescence chromatolytique d'un noyau. × 1000.

Fig. 31-32. Excrétion nucléaire sans fragmentation. × 850.

Fig. 33. *Arenicola marina* L. Intestin. Région des glandes claviformes. Flemming. Safranine-Carmin d'indigo picrique. × 650.

PLANCHE VI

Fig. 34. *Amphitrite Johnstoni* Gr. Intestin moyen. Cellules à ferment nombreuses. Trois cellules muqueuses. Deux cellules à sécrétion mucoïde. Une cellule basale en dégénérescence. Sublimé acétique. Hématoxyline d'Ehrlich-Eosine-Orange. × 750.

Fig. 35. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Cellule à ferment munie de quelques cils. Flemming. Hématoxyline de Hendenhain. × 850.

Fig. 36-37. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Cellules à racines ciliaires divergentes. Hématoxyline de Heidenhain.

Fig. 36. Coupe transversale dans le bouquet radiculaire. × 650.

Fig. 37. Détail du revêtement pariétal. × 1000.

Fig. 38-44. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Cellules à contenu fibrillaire. Élaboration et expulsion des plasmosomes nucléolaires. Flemming. Hématoxyline de Heidenhain.

Fig. 45. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Région terminale. Une cellule basale en dégénérescence. Flemming. Hématoxyline de Heidenhain. × 850.

Fig. 46. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Cellule de la gouttière ciliée. Flemming. Safranine-Lichtgrün picrique. × 750.

Fig. 47. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Cellules à racines ciliaires divergentes envahies par des sphérules de graisse. Flemming. Hématoxyline de Heidenhain. × 850.

Fig. 48. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Cellule à contenu fibrillaire. Flemming. Safranine-Carmin d'indigo picrique. × 850.

Fig. 49. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Région des cellules à ferment. Nombreuses cellules à ferment. Six cellules à contenu fibrillaire. Deux cellules à sécrétion muco-graisseuse. Une cellule muqueuse. Cellules basales en dégénérescence. Flemming. Rouge Magenta-Lichtgrün picrique. × 600.

PLANCHE VII

Fig. 50-54. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Rénovation de l'épithélium. Flemming. Safranine-Carmin d'indigo picrique.

Fig. 50. Un élément embryonnaire isolé dans l'épithélium. × 400.

Fig. 51. Un noyau s'apprêtant à la division. × 400.

Fig. 52-54. Dispositions diverses des mitoses. × 1000.

Fig. 55. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Région terminale. Un élément en mitose. Flemming. Hématoxyline de Heidenhain. × 1000.

Fig. 56-58. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Rénovation de l'épithélium. Flemming. Safranine-Carmin d'indigo picrique.

Fig. 56-57. Reconstitution des noyaux issus d'une mitose. × 400.

Fig. 58. Pénétration dans l'épithélium d'un coin de jeunes éléments. × 400.

Fig. 59. *Amphitrite Johnstoni* Gr. Intestin moyen. Rénovation épithéliale. Sublimé acétique. Hématoxyline d'Ehrlich-Eosine-Orange. × 450.

Fig. 60-62. *Amphitrite Johnstoni* Gr. Intestin moyen. Divisions amitotiques des noyaux dans les cellules à ferment. Dégénérescence de ces noyaux. Sublimé acétique. Hématoxyline d'Ehrlich-Eosine-Orange. × 450 (Fig. 60 et 62), × 600 (Fig. 61).

Fig. 63. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Un faisceau de jeunes éléments. Flemming. Safranine-Carmin d'indigo picrique. × 400.

Fig. 64. *Amphitrite Johnstoni* Gr. Intestin moyen. Rénovation épithéliale. Sublimé acétique. Hématoxyline d'Ehrlich-Eosine-Orange. × 600.

Fig. 65. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin moyen. Expulsion d'une cellule à ferment vieillie. Détachement de la cuticule. Dégénérescence des cils. Flemming. Safranine-Carmin d'indigo picrique. × 850.

Fig. 67. *Lagis Koreni* Mgr. Intestin postérieur. Flemming. Hématoxyline de Heidenhain × 800.

Fig. 66, 68-69. *Arenicola marina* L. Rénovation épithéliale dans les cœcums de l'origine de l'intestin cilié. Flemming. Safranine-Carmin d'indigo picrique. × 700 (Fig. 66 et 69), × 550 (Fig. 68.)

PLANCHE VIII

Fig. 70-73. *Urospora lagidis* de Saint-Joseph. Kyste cœlomique. Mélange de Bouin alcoolique. Hématoxyline de Heidenhain.

Fig. 70. Début de l'enkystement. × 180.

Fig. 71. Divisions des petits noyaux. Échanges (?) entre les Grégarines accolées. × 180.

Fig. 72. Stade correspondant au début du développement des sporocystes qui remplissent l'hémisphère inférieur. Hémisphère supérieur représentant le reliquat mâle. × 180.

Fig. 73. Détail du revêtement de phagocytes. Fin (?) de la fécondation. × 850.

Fig. 74-80. *Urospora lagidis* de Saint-Joseph. Évolution du sporocyste. Sublime acétique. Hématoxyline de Heidenhain.

Fig. 74-78. Évolution du sporocyste. × 1000.

Fig. 79-80. Sporozoïtes. × 1200.

Fig. 81-84. Sporozoaire parasite de la region terminale de l'intestin moyen de *Lagis Koreni*. Flemming. Hématoxyline de Heidenhain.

Fig. 81. Barillet. × 1000.

Fig. 82. Action du parasite sur le noyau de la cellule hôte. × 850.

Fig. 83-84. Idem. × 1200.

Fig. 85-100. *Joyeuxella toxoïdes* Brasil. Sublimé acétique. Hématoxyline de Heidenhain.

Fig. 85. Cellules epithéliales envahies par de jeunes individus (Sporozoïtes?). × 850.

Fig. 86-91. Lignée schizogonique. × 1000.

Fig. 92-93. Individus trapus. × 1000.

Fig. 94. Deux individus réunis dans une même cellule. × 1000.

Fig. 95. Individu condensé. × 1000.

Fig. 96-97. Individus condensés avec expulsions de corps d'origine nucléaire. × 1000.

Fig. 98. Individu enkysté avec corps d'origine nucléaire. × 1000.

Fig. 99. Individu enkysté avec spores (?) falciformes. × 1000.

Fig. 100. Individu condensé avec spores (?) falciformes. × 1000.

RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE ET LE DÉVELOPPEMENT DES HYMÉNOPTÈRES PARASITES

I

LA POLYEMBRYONIE SPÉCIFIQUE OU GERMINOGONIE

PAR

PAUL MARCHAL

Professeur à l'Institut national agronomique.

Depuis quelques années, j'ai abordé l'étude du développement embryonnaire des Hyménoptères parasites appartenant aux deux familles des Chalcidiens et des Proctotrypides. Les premières observations que j'avais faites sur les stades correspondant aux phases moyennes du développement de quelques parasites des Cécidomyies, m'avaient dès le début montré que l'étude des conditions très spéciales qui accompagnaient l'évolution de ces Insectes, devait fournir des données intéressantes au point de vue de l'embryogénie des Articulés et de la biologie générale. L'étude monographique d'une espèce déterminée ne pouvant conduire dans le cas actuel qu'à des résultats très incomplets ou difficilement interprétables, je pris bientôt le parti de passer en revue simultanément et d'une façon

parallèle les différents types que mes recherches ou les hasards de mes élevages mettaient à ma disposition, quitte à revenir après, pour en faire une étude plus complète, sur ceux qui me paraîtraient présenter un réel intérêt : tel fait peu apparent dans une espèce et dont la signification m'eût échappé, se montrait alors souvent avec une netteté plus grande ou avec des caractères différents dans une autre espèce du même groupe, et de la sériation des faits observés une interprétation ou une conclusion présentant quelque généralité pouvait être dégagée.

Ce sont les matériaux d'étude et les données que j'ai ainsi réunis qui seront mis en œuvre dans ces recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. Bien que l'étude du développement embryonnaire ait été le but principal de mon travail, toutes les observations qu'il m'aura été possible de recueillir sur la biologie des différents types passés en revue seront également rapportées, de façon à retracer d'une façon aussi complète que possible, l'histoire du cycle évolutif de chacun d'eux.

Ce premier mémoire sera consacré à l'étude du développement d'Insectes présentant un mode de reproduction nouveau pour les Articulés et consistant dans la dissociation de l'œuf, après la fécondation et avant la moindre indication des feuillets embryonnaires, en un nombre plus ou moins grand d'individus (une douzaine dans un cas, une centaine dans un autre). Ce processus n'est autre qu'un *développement polyembryonnaire* de l'œuf, et le nom de *germinogonie*, à la suite de ma première note publiée à ce sujet en 1898, a été proposé pour le désigner (BRANDES (1898)) ; le terme de *polyembryonie spécifique* me paraît d'ailleurs suffire pour le caractériser.

Aucun mode de reproduction analogue n'existe chez les Arthropodes, chez lesquels la dissociation du corps n'a été signalée qu'à des stades avancés de l'ontogenèse (pédogenèse des larves de certaines Cécidomyies). Les cas de développement polyembryonnaire sont, du reste, extrêmement rares dans le règne animal. Le seul qui

me paraisse présenter une analogie très grande avec celui qui se présente chez les Hyménoptères, se rencontre chez les Bryozoaires cyclostomidés, dans le genre *Lichenopora*, où il a été étudié par Harmer (**1895, 1896**) sous le nom de scission embryonnaire *(embryonic fission.)* Nous reviendrons à la fin de ce mémoire sur les rapprochements qui peuvent être établis entre la *polyembryonie spécifique* des Hyménoptères d'une part, la *polyembryonie expérimentale*, la *polyembryonie accidentelle* et les différents modes de reproduction agame d'autre part. Il nous suffira pour le moment de signaler deux faits : en premier lieu, que la polyembryonie spécifique des Hyménoptères parasites représente, en prenant l'œuf fécondé comme point de départ, le cas de dissociation du corps le plus précoce qui ait été signalé dans le cours de l'ontogenèse ; en second lieu, que cette polyembryonie est celle qui se rapproche le plus de la polyembryonie expérimentale résultant de la séparation artificielle des blastomères ou blastotomie.

Nous avons constaté l'existence de ce processus dans deux familles différentes, chez les Chalcidiens *(Ageniaspis fuscicollis* et *A. testaceipes*), et chez les Proctotrypides *(Polygnotus minutus)*, et nous étudierons successivement chacun de ces deux cas, en envisageant non seulement les faits relatifs à la polyembryonie, mais encore ceux qui ont trait au développement de chacun des embryons résultant de la dissociation de l'œuf et d'une façon générale tous ceux qui intéressent la connaissance biologique du cycle évolutif des Insectes considérés.

AGENIASPIS FUSCICOLLIS (Dalm.) Thoms.

(= *ENCYRTUS FUSCICOLLIS* Dalman.)

Si l'on ouvre, sous le microscope, à la fin de mai ou dans le courant de juin des chenilles d'Hyponomeute, on trouve souvent à leur intérieur de nombreux embryons associés entre eux d'une façon fort curieuse. Ils constituent en effet des chaînes formées de cinquante à

cent individus, ou même d'un nombre plus grand encore, réunis dans un tube flexueux qui flotte dans la lymphe de la chenille à côté de l'intestin (fig. 21, 28, 30).

Bugnion (1891), qui les observa le premier, reconnut que ces embryons étaient ceux d'un petit Hyménoptère Chalcidien, anciennement connu comme parasite des Hyponomeutes, l'*Encyrtus fuscicollis*. La façon dont ils étaient associés lui paraissant très étrange, il étudia avec soin les tubes dans lesquels ils étaient groupés et décrivit leur structure : « Le sac renfermant les parasites, dit-il, se « présente sous la forme d'un tube blanchâtre, flexueux, replié sur « lui-même et offrant le plus souvent quelques diverticules terminés « en cul-de-sac. Ce tube formé d'une membrane anhiste parfaite- « ment lisse est revêtu à l'intérieur d'une couche de cellules épithé- « lioïdes et renferme une couche granuleuse dans laquelle les « embryons sont englobés. »

C'est l'association étroite de ce grand nombre d'embryons dans une substance commune entourée elle-même d'un tube épithélioïde entièrement clos, qui constitue tout l'intérêt de l'observation de Bugnion. Dans l'histoire du développement d'aucun Insecte, et peut-être bien d'aucun animal, on ne rencontre un fait semblable et par conséquent son interprétation devait conduire à une découverte intéressante.

Bugnion qui n'observa que la chaîne une fois formée, sans connaître les premiers stades évolutifs, pensait que l'Encyrtus pondait ses œufs pendant le mois de mai à l'intérieur des chenilles de l'Hyponomeute; ces œufs, d'après lui, devaient être déposés par l'Hyménoptère dans chaque chenille en nombre égal à celui des embryons que l'on devait plus tard y rencontrer ; il était d'ailleurs rationnel de penser qu'ils devaient s'entourer d'une enveloppe amniotique comme chez les autres Chalcidiens, et alors Bugnion arrivait à cette conclusion probable que le tube épithélioïde résultait de la soudure bout à bout des amnios des embryons de l'*Encyrtus*.

Quelque vraisemblable que pût paraître au premier abord cette

interprétation, certaines circonstances me mirent pourtant en garde contre elle.

L'Hyponomeute n'a en effet qu'une génération annuelle ; les œufs sont pondus en août par petits paquets de 40 à 70 que le Papillon colle aux branches du Fusain des bois (fig. 1) ; les jeunes chenilles éclosent en automne, mais elles restent blotties pendant six mois sous la carapace commune formée par les enveloppes qui protègent la ponte, et ne sortent de leur abri hivernal qu'au printemps suivant. De tout ceci, il résulte donc que si le sort de l'Encyrtus est *exclusivement* lié à celui de l'Hyponomeute, il faut qu'il ait aussi une seule génération annuelle. Or, l'éclosion de l'Encyrtus se produisant dès la fin de juillet, il faudrait alors admettre que l'Hyménoptère passe tout l'été et tout l'hiver pour ne pondre dans les jeunes chenilles qu'au mois de mai suivant. Ceci est tout à fait invraisemblable, étant donné ce que nous savons sur ces frêles Hyménoptères parasites dont la vie libre à l'état parfait, d'une façon générale, ne dépasse pas quelques jours.

Si l'on renonce à cette manière de voir, il faut alors admettre que l'Encyrtus a deux générations annuelles, la deuxième étant hébergée par un hôte différent de l'Hyponomeute. Cette interprétation est peut-être moins invraisemblable que la première ; mais elle n'en est pas moins extrêmement hypothétique ; quel serait l'hôte assez abondant pour pouvoir rivaliser avec l'Hyponomeute, et auquel la seconde génération du parasite pourrait être confiée, et pourquoi cet hôte qui devrait être aussi commun que les chenilles d'Hyponomeute reste-t-il introuvable ?

Le seul moyen de résoudre le problème était évidemment de recourir à l'observation directe en suivant le cours de la vie imaginale de l'Encyrtus depuis son éclosion. Et d'abord le fait admis par Bugnion, dans son remarquable mémoire, que le parasite devait pondre dans les jeunes chenilles au commencement de mai, parce que c'était à la fin de mai que l'on commençait à observer les chaînes d'embryons, ne résultait pas de l'observation directe : il ne devait donc pas être pris comme point de départ. Ce qu'il importait

en premier de constater, c'était ce que faisait l'Encyrtus aussitôt après sa naissance, c'est-à-dire dans le mois de juillet ou le mois d'août.

Des dispositions furent donc prises pour pouvoir observer les Encyrtus en aussi grand nombre que possible dans leurs conditions naturelles; et, à cet effet, j'introduisis dans mon jardin différents arbustes capables d'héberger les Hyponomeutes, hôtes naturels de l'*Encyrtus fuscicollis*. A l'automne de l'année 1896 furent plantés des Fusains des bois (*Evonymus europæa*), sur lesquels vit l'*Hyponomeutus cognatellus*, des Cerisiers de Sainte-Lucie (*Cerasus mahaleb*), sur lesquels on rencontre fréquemment en grand nombre l'*Hyponomeutus mahalebellus*, enfin des Prunelliers et des Aubépines qui nourrissent l'*Hyponomeutus padellus*. Des Pommiers se trouvant déjà dans le jardin se prêtaient d'autre part à l'observation de l'*Hyponomeutus malinellus*.

A la fin du printemps de l'année 1897, je me procurai, soit aux environs, soit au moyen d'envois qui me furent adressés à la Station entomologique de Paris, de nombreux cocons d'Hyponomeutes appartenant aux espèces précédentes, et ils furent mis en contact avec les arbres destinés aux expériences. S'il s'agissait de petits arbustes nouvellement plantés, ils étaient placés en entier avec les cocons sous une cage de toile métallique ou dans un sac de gaze; s'il s'agissait d'un arbre d'une certaine taille, la branche qui devait être mise en expérience était entourée de la même façon.

Mes premières observations portèrent sur l'Hyponomeute du Pommier (*H. malinellus*).

Les Papillons de cette espèce vinrent à éclosion dans les derniers jours de juin et les premiers jours de juillet. Le 4 juillet, un bon nombre d'accouplements se produisirent et le 6 je pus voir au travers du grillage d'une des cages les pontes qui avaient été déposées sur les rameaux par les Papillons captifs[1].

[1] Chacune de ces pontes (fig. 1) constitue une petite plaque légèrement convexe collée contre l'écorce et formée de 40 à 70 œufs étroitement serrés et imbriqués les uns sur les autres en rangées régulières; le tout est abrité par une sorte de carapace écailleuse, d'abord souple, mais qui durcit progressivement, en même temps que la teinte, qui

En même temps que les Papillons pondaient dans mes cages, les Encyrtus sortaient des chenilles desséchées dans lesquelles ils vivaient en parasites et que je conservais d'autre part; j'obtenais ainsi dans mes cristallisoirs remplis de cocons et de chenilles parasitées l'éclosion d'une nuée de ces Hyménoptères.

Je fis d'abord une première expérience consistant à mettre dans un tube où se trouvaient des Encyrtus un bout de rameau portant une ponte d'*Hyponomeutus malinellus*. Plus d'une fois les Encyrtus se portèrent sur la ponte en s'y maintenant avec insistance, l'explorant en tous sens et la palpant avec leurs antennes; mais les choses n'allèrent pas plus loin. Les conditions de l'expérience étaient évidemment trop éloignées de celles de la nature et il fallait voir comment les Encyrtus se comporteraient en plein air sur des rameaux portant des pontes fraîchement déposées par les Hyponomeutes. La branche de Pommier sur laquelle mes Papillons captifs avaient pondu était tout à fait appropriée à l'expérience; la cage qui la recouvrait et dont les mailles étaient trop larges pour retenir les Encyrtus fut donc enlevée et je m'apprêtais, le 18 juillet, à la remplacer par une gaze assez fine pour maintenir captifs les minuscules parasites, lorsque, par un heureux hasard et avant toute intervention de ma part, mon attention fut attirée par un Encyrtus qui se trouvait fixé sur l'une des pontes (fig. 1). Ce n'était qu'un atome noir, mais bien reconnaissable pour moi qui, depuis quelques jours, ne faisais qu'observer les manœuvres de mes Insectes dans mes tubes et mes cristallisoirs. Je pus du reste l'observer attentivement avec une forte loupe; car il était tellement actionné qu'il ne se préoccupait pas de ce qui se passait autour de lui. Pour quiconque a observé les Hyménoptères, il y a là un signe qui ne trompe pas : l'Insecte, qui, au plus fort de la chaleur du jour, sous le rayonnement intense du soleil, est

était d'abord d'un jaune assez vif, se marbre de rouge pour passer ensuite au brun et se confondre entièrement avec la teinte de l'écorce; en automne et en hiver les pontes de l'Hyponomeute sont aussi peu apparentes que possible, et se présentent sous la forme de petites plaques écailleuses et brunes fixées contre les rameaux. [P. Marchal (1902)].

absorbé dans son œuvre au point de demeurer étranger à ce qui se passe autour de lui, se livre à un acte qui est en rapport direct avec la propagation de l'espèce.

Il est donc certain que notre Encyrtus va nous apprendre du nouveau. Campé sur la ponte de l'Hyponomeute, bien petite à nos yeux, mais qui pour lui constitue un véritable champ de manœuvres, il palpe les œufs avec ses antennes qui, recourbées en avant, sont animées d'un rapide mouvement de vibration. Il choisit ainsi sa place, puis il fait un pas en avant, de façon à mettre exactement la pointe de son extrémité postérieure (valves du fourreau) en contact avec la place choisie. On voit alors sa fine tarière sortir de la face ventrale de l'abdomen et se diriger obliquement en arrière, de façon à ce que son extrémité postérieure vienne se placer sur la ponte de l'Hyponomeute juste à l'endroit marqué par la pointe des valves du fourreau (fig. 3) ; ainsi un chirurgien marque de l'index de sa main gauche le point où il veut donner un coup de stylet pour y placer ensuite la pointe de ce dernier. L'Insecte ayant ainsi fixé l'extrémité de sa tarière à l'endroit voulu, il relève sa pointe abdominale postérieure qui, ayant maintenant rempli le rôle d'indicateur qui lui est dévolu, n'a plus besoin de rester en contact avec la ponte; en même temps, le corps étant légèrement ramené en arrière, la tarière, d'oblique qu'elle était, prend une position perpendiculaire par rapport à la surface sur laquelle elle s'implante (fig. 4).

Pendant ce temps l'insecte est arcbouté sur ses pattes et ses antennes sont repliées sous sa tête (Fig. 2.). On lui voit faire quelques efforts se traduisant par de légères pulsations du corps; puis, tout à coup, la tarière s'enfonce entièrement dans la ponte jusqu'à sa base; en même temps l'abdomen s'affaisse pour se mettre par sa face ventrale en contact direct avec la ponte. L'Insecte reste ainsi couché pendant quelques instants, puis il se redresse sur ses pattes antérieures, relevant alors la tête qui était infléchie pendant toute l'opération, et défléchissant en même temps ses antennes qu'il agite de côtés et d'autres. Il s'étire alors sur ses pattes antérieures qui lui

fournissent un point d'appui et dégage sa tarière, puis il passe rapidement ses pattes postérieures l'une contre l'autre, et contre son oviscapte pour le nettoyer, tandis que, avec ses pattes antérieures, il se lisse ses antennes. Son travail maintenant est terminé : l'Encyrtus a déposé son œuf dans l'œuf même de l'Hyponomeute, l'opération a duré un peu plus d'une demi-minute. Mais c'est à peine s'il prend alors quelques secondes de repos, et il recommence à pondre un peu plus loin sur la même ponte d'Hyponomeute et dans des circonstances identiques à celles que je viens de décrire ; puis il continue ainsi tant et tant de fois qu'il finit par lasser ma patience et que je m'éloigne pour revenir seulement de temps à autre, afin de voir où il en est de son travail.

De 1 h. 50 à 2 h. 15, je l'observe sur la même ponte. (Fig. 1, [1].) Il passe alors sur une deuxième (fig. 1, [2]), toute voisine de la première et la touchant presque ; il y reste jusqu'à environ 2 h. 30, puis il passe sur une troisième ponte adjacente à la précédente (fig. 1, [3]), revient sur la deuxième, où je le trouve encore à 2 h. 55. A partir de ce moment l'Encyrtus paraît commencer à se fatiguer et l'opération de la ponte dure jusqu'à 2 minutes. A 4 h. 30 l'Encyrtus est sur la troisième masse d'œufs d'Hyponomeute et pond toujours. A 5 heures il est repassé sur la première ponte et y dépose encore ses œufs. A 5 h. 40, il est encore sur la troisième ponte; mais quelques instants après il l'abandonne, puis descend le long du rameau et rencontre alors une quatrième ponte (fig, 1, [4]) sur laquelle il se promène et qu'il abandonne aussitôt, sans doute parce qu'il y a déposé ses œufs avant le commencement de mon observation ; il remonte alors le long d'un autre rameau sur lequel il trouve une cinquième ponte (fig. 1, [5]) qu'il se met aussitôt à larder de sa tarière.

A 6 h. 20, il est encore là en train de déposer ses œufs, mais une secousse donnée par mégarde à la branche le fait tomber.

Le lendemain matin, 19 juillet, je retrouve sur le même rameau un Encyrtus, soit celui de la veille, soit un autre, en train de larder les pontes 6 et 7 faisant suite à celles visitées la veille.

Tous ceux qui se sont livrés à des observations biologiques com-

prendront la vive satisfaction que j'éprouvai après l'observation précédente. Je sentais en effet qu'elle était la clef de la biologie de l'Encyrtus et que son interprétation ne pouvait se faire que dans un sens entièrement nouveau et inattendu.

Un résultat capital découle en effet des faits qui viennent d'être exposés. Étant donnée la quantité d'œufs limitée contenue dans les ovaires d'un Encyrtus, il est matériellement impossible que, dans le temps si court nécessaire pour effectuer sa ponte, il dépose dans chaque œuf de Papillon un nombre d'œufs égal à celui des embryons composant une des chaînes dont nous avons parlé. Un seul œuf doit donc, suivant la règle, être envoyé par coup de sonde et cet œuf unique déposé dans l'œuf même de l'Hyponomeute doit se dissocier en un grand nombre d'embryons.

Cette déduction qui s'impose déjà à l'esprit sera prouvée par l'observation directe. Mais avant d'aborder l'histoire du développement embryonnaire de l'Encyrtus, je dois achever l'exposé de mes observations concernant la ponte de cet Insecte ainsi que sa biologie pendant sa vie imaginale.

Presque toutes mes autres observations sur la ponte de l'*Encyrtus fuscicollis* ont porté sur ceux qui sont parasites de l'Hyponomeute du Bois de Sainte-Lucie (*Hyponomeutus mahalebellus*). L'*H. mahalebellus* est très en retard sur toutes les autres espèces ; il ne commence à voler au plus tôt que dans les derniers jours de juillet, tandis que l'*H. cognatellus* vivant sur le Fusain, qui est après lui le plus tardif, vole déjà le 10 juillet et pond vers le 15 du même mois. Les Encyrtus qui parasitent l'*H. mahalebellus* sont également très en retard ; ils n'apparaissent que vers le 7 août, tandis que ceux qui parasitent l'*H. cognatellus* commencent à éclore vers le 15 juillet. Comme la vie des Encyrtus est très courte, et que, au moment où ceux du Bois de Sainte-Lucie commencent à apparaître, ceux des autres Hyponomeutes sont déjà disparus, on pouvait penser qu'il s'était peut-être formé par « *ségrégation chronique* » une espèce ou tout au moins une race distincte. Mais je n'ai pu trouver de différences morpho-

logiques entre les *Encyrtus fuscicollis* provenant de ces hôtes divers.

Quoi qu'il en soit, l'évolution tardive de l'Hyponomeute du Sainte-Lucie et de ses parasites me permit d'une façon heureuse de continuer mes expériences sans attendre une année ultérieure. En vue d'obtenir un bon nombre de pontes parasitées par l'Encyrtus, je mis pendant la deuxième quinzaine de juillet trois jeunes pieds de Sainte-Lucie (*Cerasus mahaleb*) sous des cages en mousseline fine. Dans chacune de ces cages fut en même temps placé un gros paquet de cocons d'*Hyponomeutus mahalebellus*, espèce très abondante en 1897 à Fontenay-aux-Roses sur les haies qui bordent les routes ; ces paquets contenaient du reste un nombre assez grand de chenilles parasitées et momifiées par l'Encyrtus et promettaient une abondante éclosion de ces parasites.

Les premières éclosions des Papillons eurent lieu le 28 juillet ; les Encyrtus commencèrent à éclore le 7 août et les premiers accouplements furent constatés le 10 août dans la matinée. Les Hyponomeutes commencèrent à déposer leurs œufs le 12 août et la période de ponte se continua jusqu'à la fin d'août.

Aussitôt après le début de la période de ponte des Hyponomeutes, les Encyrtus se mettent à l'œuvre et je les vois enfoncer leurs tarières dans des pontes toutes fraîches présentant encore la teinte jaune vif qu'elles ont au début. Le 15 août marque le moment où la ponte de l'*Encyrtus fuscicollis* du Sainte-Lucie bat son plein.

Fort nombreux dans la cage de gaze où ils sont enfermés, ils parcourent en tous sens et avec une grande agilité les rameaux de l'arbuste et presque toutes les pontes d'Hyponomeute qui sont fort nombreuses, sont occupées par un ou deux Encyrtus en train de les larder. Si je donne ici tous ces détails, c'est parce qu'ils indiquent clairement que pour répéter mes observations, on n'aura pas besoin d'attendre un heureux hasard comme cela arrive si souvent pour les études biologiques ; mais tout naturaliste pourra les renouveler, si le désir lui en vient : il ne s'agit donc plus d'une observation aléatoire,

mais d'une expérimentation à la portée de toute personne curieuse de constater par elle-même les faits qui sont avancés. Vers le 18 août, le nombre des Encyrtus commença à diminuer; toutefois ceux qui subsistaient et qui étaient encore assez nombreux continuaient à parcourir activement les rameaux et à larder les pontes d'Hyponomeutes. Celles-ci devenaient d'ailleurs de plus en plus nombreuses et le 18 août marqua à peu près l'apogée de la ponte pour les Papillons mis en expérience. Le 22 août, les Encyrtus étaient devenus très rares et quelques jours après ils avaient entièrement disparu. Comme d'ailleurs les Hyponomeutes continuaient encore à pondre, on peut affirmer d'avance que, quelque grand que soit le nombre des Encyrtus, il y aura toujours des pontes d'Hyponomeutes qui resteront indemnes : ce seront les dernières.

Au point de vue de la biologie de l'Encyrtus à l'état parfait, on peut tirer des observations précédentes, les déductions suivantes :

Les premières éclosions ayant commencé le 7 août et leur nombre ayant diminué beaucoup à partir du 18 août, la vie de l'animal ne doit pas dépasser une dizaine de jours; deux ou trois jours après l'éclosion, a lieu l'accouplement; puis l'Insecte effectue sa ponte à l'intérieur des œufs de l'Hyponomeute, lardant successivement les œufs qui se trouvent à sa portée, jusqu'à ce qu'il ait épuisé le contenu de ses ovaires.

Je compléterai ces observations sur la biologie imaginale des Encyrtus en faisant quelques remarques complémentaires sur leurs allures et sur leur mode de vie. Lorsqu'ils sont emprisonnés dans un tube de verre où ils sont éclos, ils manifestent une agitation fébrile fort curieuse, déjà notée par Bugnion. « Rien n'est plus drôle, dit-il, que d'observer à la loupe ce va et vient continuel le long des parois de verre, ces frôlements d'antennes, ces assauts répétés. » Les mâles rencontrent les femelles et, après quelques coups d'antennes échangés, on voit les couples se former; l'accouplement a lieu en quelques secondes; après, les deux Insectes se séparent et reprennent leur course affairée sur les parois de leur prison. Lorsqu'on les met à

l'obscurité, par exemple dans un tiroir, avec le flacon dans lequel ils se trouvent, ils deviennent immobiles et conservent cette immobilité quelques instants après avoir été retirés de l'obscurité. On constate alors que le réveil des Encyrtus se fait progressivement et d'une façon très particulière. Les premiers réveillés, en passant auprès des autres qui sont encore dans une immobilité complète se détournent légèrement de leur chemin et les touchent de leurs antennes, puis aussitôt les Insectes touchés se mettent en branle, et bientôt tout ce monde de lilliputiens se trouve en mouvement et parcourt d'une façon désordonnée les parois de verre qui les séparent du monde extérieur.

Après avoir observé l'Encyrtus à l'état adulte, nous devons maintenant reporter notre attention sur l'œuf qu'il pond dans l'œuf de l'Hyponomeute, voir ce qu'il est, ce qu'il va devenir et suivre son développement.

Œuf avant la ponte (fig. 5.) — L'œuf tel qu'il se trouve dans l'ovaire a été décrit par Bugnion, et l'étude qu'il en a faite nous dispensera de longs détails à ce sujet. L'œuf prêt à être pondu est très allongé mesurant $0{,}14^{mm}$ sur $0{,}02^{mm}$. Il est renflé en massue à ses deux extrémités. L'extrémité antérieure, beaucoup plus grosse que l'autre, renferme la vésicule germinative. Pour la mettre en évidence, il faut fixer légèrement par l'acide osmique et colorer longuement (48 heures) par le picrocarmin.

L'extrémité postérieure présente à son pôle un léger épaississement du chorion au niveau duquel se trouverait d'après Bugnion le micropyle. Je n'ai pu néanmoins y distinguer d'orifice.

Recherche de l'œuf après la ponte. — Après la ponte de l'Encyrtus, il est extrêmement difficile de trouver par simple dissociation l'œuf du parasite dans celui du Papillon. Cet œuf est en effet de très petite taille, et il est plongé dans une masse relativement énorme constituée par les éléments embryonnaires ou vitellins de l'œuf du Papillon.

J'ai passé en vain plusieurs journées à rechercher l'œuf de l'Encyrtus dans les œufs d'Hyponomeute venant d'être piqués par l'Hyménoptère. Mes notes portent pourtant qu'une fois l'œuf du parasite fut trouvé ; mais ce résultat isolé n'étant précisé par aucun détail, je ne puis que le signaler.

La méthode des coupes en séries pour les pontes d'Hyponomeute présente d'autre part de sérieuses difficultés, à cause des chorions et des sécrétions surajoutées qui englobent les œufs du Papillon et qui forment une couche dure, difficilement pénétrable par les réactifs, résistant au tranchant du rasoir. J'ai néanmoins pu obtenir de bonnes pièces en fixant les pontes pendant deux minutes dans le liquide de Gilson chauffé à 70° et en les laissant ensuite pendant douze heures dans le même liquide maintenu à une température de 45°. Les pontes ainsi traitées étaient ensuite passées par les alcools successifs, le xylol et coupées après inclusion prolongée dans la paraffine. La coloration était faite après coupes par l'hématoxyline ou par d'autres colorants.

En opérant de la façon qui précède, j'ai observé l'œuf de l'Encyrtus dans des pontes d'*Hyponomeutus mahalebellus* recueillies et fixées le 10 septembre 1901 et dont les œufs contenaient des embryons de chenille déjà bien constitués, mais encore loin d'être parvenus au moment de l'éclosion.

C'est, ainsi que l'indique la figure 6, dans la cavité générale de ces embryons que se trouvaient les œufs de l'Encyrtus à un stade très peu avancé de leur segmentation.

Après cette constatation une question se pose d'abord à l'observateur. Par quel moyen l'œuf de l'Encyrtus est-il parvenu dans la cavité générale de l'embryon de l'Hyponomeute, la ponte du parasite ayant eu lieu à un moment où cet embryon était encore plus petit qu'il ne l'était au moment où nous l'avons observé, réduit peut-être à une bande germinative plus ou moins invaginée dans un volumineux vitellus ? Si le parasite avait pondu dans l'énorme masse vitelline qui entoure l'embryon et qui finit par le circonscrire de toute part ou bien encore dans la cavité amniotique, son œuf aurait été irrémédia-

blement perdu. Il faut donc, pour que l'œuf de l'Encyrtus ait chance de parcourir son cycle, qu'il soit juste déposé dans la région embryonnaire de l'œuf du Papillon.

Je doute beaucoup d'ailleurs que l'Encyrtus puisse rechercher avec l'extrémité de sa tarière cette région embryonnaire et la choisir de préférence aux autres parties de l'œuf et je serais plutôt disposé à admettre que l'Insecte s'étant placé sur le milieu de la partie libre de l'œuf et y ayant enfoncé sa tarière verticalement, la longueur de cette tarière est calculée de telle sorte que l'œuf se trouve déposé dans l'embryon. Il n'est pas nécessaire d'ailleurs d'admettre qu'il soit directement déposé dans la cavité générale, et il est très probable que, simplement pondu d'une façon quelconque entre les différents éléments embryonnaires, il doit être énucléé par la pression de ces derniers du côté où les éléments présentent entre eux le moins de cohésion, c'est-à-dire du côté de la cavité générale. On peut objecter, il est vrai, que la distance qui sépare l'embryon de l'Hyponomeute de la surface libre de la ponte varie, dans une certaine mesure, suivant les stades du développement et que cet embryon peut être plus ou moins enfoncé dans la masse vitelline. Mais il n'est pas prouvé non plus que la méthode de l'Encyrtus soit infaillible et, bien que sur les diverses préparations que je possède et où j'ai constaté la présence de l'œuf de l'Encyrtus dans l'œuf de l'Hyponomeute, il fût toujours placé dans la cavité générale embryonnaire, mes préparations néanmoins ne sont pas assez nombreuses pour que je puisse en conclure que jamais l'œuf de l'Encyrtus ne va s'égarer et mourir dans le vitellus de l'Hyponomeute ou ailleurs.

Je dirai même, que, si l'on a observé l'acharnement avec lequel les Encyrtus lardent les œufs d'Hyponomeute, on ne peut qu'être frappé de la proportion relativement faible des chenilles qui sont parasitées. De là il semble naturel de conclure qu'une partie des germes du parasite ont dû avorter parce qu'ils ont été déposés dans des pontes d'Hyponomeute se trouvant à des stades défavorables à leur évolution.

L'aléa considérable, résultant de cette nécessité où se trouverait l'Encyrtus de piquer des pontes parvenues à un stade déterminé pour assurer le sort de sa progéniture, est d'ailleurs de nature à expliquer le mode de reproduction exceptionnel que l'on rencontre chez cet Insecte.

Développement dans l'œuf de l'Hyponomeute.

Le premier stade du développement de l'Encyrtus que j'ai observé dans les pontes des Hyponomeutes est représenté par les fig. 6, 7 *a* et 7 *b* ; les fig. 7 *a* et 7 *b* sont deux coupes différentes passant par le même œuf déjà représenté sur la fig. 6 ; les éléments de l'hôte sont figurés en noir et ceux du parasite en rose.

La grosseur de l'œuf est encore si faible que l'on ne peut guère faire plus de 4 à 5 coupes en série intéressant sa substance. Son contour est ovoïde nettement limité, on ne voit plus rien qui corresponde au pédicule de l'œuf avant la ponte; il n'y a plus d'enveloppe comparable à une coque ou à un chorion. A l'intérieur on distingue 5 noyaux plongés dans la masse protoplasmique de l'œuf ; 4 d'entre eux (fig. 7 *b*) sont petits, régulièrement arrondis, égaux entre eux ; le 5e (fig. 7 *a*), placé excentriquement, est très volumineux, de forme irrégulièrement lobée, présentant un réticulum plus fin et plus dense que celui des autres noyaux. Disons tout de suite que les 4 petits noyaux arrondis sont les noyaux embryonnaires destinés à fournir tous les embryons d'une chaîne d'Encyrtus, tandis que le gros noyau de forme irrégulière ne prendra aucune part à la formation des embryons et constitue le *paranucleus*, première ébauche du futur amnios. Le protoplasma assez dense dans toute son étendue présente souvent une grande vacuole.

A ce stade, l'œuf de l'Encyrtus n'est entouré d'aucune membrane adventice ; on constate seulement dans son voisinage la présence de quelques éléments mésenchymateux appartenant à l'hôte et qui ne contractent avec l'œuf aucun rapport intime.

Ce n'est que un peu plus tard, lorsque le nombre des noyaux embryonnaires s'est élevé à 8 ou 10 (fig. 8) qu'un kyste adventice commence à se former par le rapprochement des éléments mésenchymateux du voisinage qui s'appliquent contre l'œuf en s'aplatissant ; leurs noyaux s'amincissent en même temps et se montrent sur les coupes sous la forme de noyaux endothéliaux allongés dans le sens tangentiel et fortement colorés. C'est sur des coupes de pontes d'*Hyponomeutus mahalebellus* très parasitées et récoltées à la même époque que celles qui m'avaient fourni les premiers stades (10 septembre 1901), que j'ai pu ainsi assister, en quelque sorte, à la formation du kyste adventice (fig. 8), et c'est à partir de ce moment seulement qu'il me fut possible de donner à l'enveloppe épithéliale de la chaîne embryonnaire de l'Encyrtus, à tort considérée comme un amnios, sa véritable signification de membrane adventice.

Développement après l'éclosion de la chenille de l'Hyponomeute, mais avant sa sortie à l'air libre. (Période hivernale.)

A la fin de septembre, les chenilles de l'Hyponomeute sont arrivées au terme de leur développement embryonnaire et éclosent ; mais ce n'est en quelque sorte qu'une demi-éclosion qui ne les met pas en rapport avec l'air extérieur ; les jeunes chenilles rongent en effet seulement les enveloppes qui les séparent les unes des autres, mais elles respectent toute la partie externe et crustacée de la ponte, qui constitue une petite calotte persistante, collée par ses bords contre l'écorce du rameau, et sous laquelle elles restent emprisonnées côte à côte pendant l'automne et l'hiver jusqu'au printemps suivant. N'étant pas mises encore en relation avec le monde extérieur, elles se contentent donc de manger les restes de vitellus qui peuvent encore encombrer leur retraite hivernale et resteront pendant toute la mauvaise saison sans prendre de nourriture et sans s'accroître.

Si pendant l'automne ou en hiver on enlève avec la pointe d'un scalpel l'une des petites calottes dont je viens de parler et dont la teinte se confond maintenant avec celle de l'écorce, on trouve donc au-dessous d'elle toute une nichée de chenilles minuscules. En les ouvrant sous le microscope, on peut constater chez certaines d'entre elles l'existence d'un, quelquefois de deux, ou trois petits corps arrondis ressemblant un peu aux rudiments des glandes génitales de la chenille [1]. Ces corps arrondis (fig. 14, 15) flottent entre les viscères, dans le sang de la chenille, et ne sont autres que les œufs de l'Encyrtus entourés de leur kyste adventice. Par l'intermédiaire de ce dernier, ces œufs contractent des adhérences avec les organes voisins et la position qu'ils occupent à l'intérieur de la chenille est d'ailleurs fort variable. Souvent ils sont accolés au tube digestif vers la partie postérieure (fig. 14); fréquemment aussi, je les ai rencontrés à l'intérieur de l'un des deux cordons adipeux (fig. 11), qui, dans ce cas, se trouve interrompu par l'œuf dans sa continuité. Il est à remarquer que dans une même ponte d'Hyponomeute, on trouve le plus souvent les œufs d'Encyrtus occupant par rapport aux organes de la chenille une position à peu près semblable, et si l'on n'étendait pas plus loin ses observations, on pourrait être ainsi conduit à croire que l'œuf de l'Encyrtus occupe une situation déterminée par rapport à tel ou tel organe. Je suis porté à interpréter ces faits en admettant que la position de l'œuf de l'Encyrtus dépend dans une certaine mesure du stade où se trouve l'œuf de l'Hyponomeute au moment de la ponte du parasite.

L'œuf de l'Encyrtus peut être examiné pendant la période hivernale par deux procédés d'étude différents :

1° Par dilacération des chenilles hivernantes dans l'eau osmiquée ;

2° Par des coupes pratiquées dans les jeunes chenilles.

[1] Dans les conditions expérimentales où l'on force les Encyrtus à pondre en grand nombre sur une quantité de pontes de Papillon limite, on peut observer dans la même chenille un nombre d'œufs d'Encyrtus plus grand que celui qu'on observe dans la nature : c'est ainsi qu'une fois j'ai trouvé dans une même chenille jusqu'à cinq chaînes d'embryons. Cinq œufs d'Encyrtus avaient donc été pondus dans le même œuf de Papillon.

L'une et l'autre méthodes sont d'ailleurs indispensables pour se rendre un compte exact de la structure de l'œuf, et elles ont été employées concurremment pour arriver aux résultats qui vont être exposés.

Après dissociation, fixation par l'acide osmique et coloration par le picrocarmin, le kyste qui entoure l'œuf de l'Encyrtus apparaît d'une façon très nette et la disposition de ses éléments réalise déjà l'épithélium aplati à cellules polygonales que nous rencontrerons dans le tube épithélial de la chaîne polyembryonnaire (fig. 15). Dès la fin de septembre, il est parfaitement constitué et a pris une complète autonomie par rapport aux éléments voisins. Il est adapté à l'œuf de l'Encyrtus au même titre que le feuillet viscéral d'une séreuse est adapté à l'organe enveloppé par cette dernière et il suivra par la suite d'une manière si parfaite l'accroissement de la chaîne embryonnaire, qu'un observateur auquel les premiers stades seraient restés inconnus ne pourrait guère se défendre de le considérer comme une partie intégrante du complexe résultant de la segmentation de l'œuf de l'Encyrtus. Le nombre des cellules du kyste pendant la période hivernale est fort variable et l'épithélium aplati qui le constitue est tantôt régulier, tantôt formé de cellules inégalement développées. Ces variations du reste ne sont pas liées d'une façon complète aux progrès du développement; car on peut rencontrer des œufs présentant moins de cellules kystiques que d'autres, et qui pourtant, à en juger par leur taille et leur contenu, sont plus avancés qu'eux dans leur évolution.

En ajoutant que, au niveau des noyaux, les cellules sont souvent légèrement renflées vers l'extérieur, que les noyaux eux-mêmes présentent un ou deux nucléoles réfringents très colorables, et que souvent quelques ramifications trachéales aboutissent à la membrane kystique pour se diviser à sa surface, nous aurons donné une idée suffisante de la conformation générale du kyste qui entoure l'œuf de l'Encyrtus pendant la période hivernale.

A son intérieur, on aperçoit par transparence l'œuf du parasite.

(*o*, fig. 15) représenté en rose sur les figures, et formé d'une masse globuleuse ou ovoïde de protoplasma dans laquelle se trouvent plongés : 1° un amas de noyaux embryonnaires, pressés les uns contre les autres au nombre de 15 à 20 ; 2° un gros paranucléus excentriquement placé, enveloppant en partie dans sa concavité l'amas des noyaux précédents, et se présentant lui-même tantôt comme une masse unique, tantôt comme une masse dédoublée en deux parties secondaires (fig. 9, 10, 11, 12, coupes optiques de préparations entières ; fig. 13, coupe réelle).

a) NOYAUX EMBRYONNAIRES.

Les noyaux embryonnaires sont en général nettement limités et présentent des nucléoles, le plus souvent au nombre de deux. Sur les préparations faites par dilacération des chenilles après simple fixation par l'acide osmique et examen dans l'eau sans aucun colorant, ces nucléoles sont très apparents ; ils sont très réfringents, apparaissent avec un contour très accentué et un aspect très brillant ; leur forme est irrégulière, quelque peu polygonale ; souvent aussi ils sont allongés en forme de bâtonnets. Sur les coupes, on constate outre ces nucléoles la présence d'un réticulum très net : toutes ces parties se colorent par le carmin et l'hématoxyline : mais, en faisant agir successivement la safranine et le bleu de méthylène, on peut obtenir les nucléoles colorés en rouge vif et le réseau en bleu (fig. 13). En février, mars, alors que la multiplication des noyaux qui va se faire au printemps se prépare ou commence déjà à s'effectuer, on voit les nucléoles des noyaux embryonnaires se diviser et les corpuscules qui en résultent se disposer souvent d'une façon symétrique les uns par rapport aux autres de façon à rappeler les figures de mitoses (fig. 10) ; mais ces groupements se voient pourtant dans des noyaux qui sont nettement limités et entourés de leurs membranes.

b) PARANUCLÉUS

Le paranucléus se présente le plus souvent sur les coupes sous la forme d'un grand croissant occupant une grande partie de la péri-

phérie de l'œuf et embrassant dans sa concavité l'amas formé par les noyaux embryonnaires (fig. 9, 10, 11, 12, 13).

Sur les préparations extemporanées simplement fixées par l'acide osmique, il se détache en clair sur toutes les autres parties de l'œuf colorées en gris jaunâtre par le réactif; si l'on fait agir ensuite le picrocarmin, le paranucléus est le premier à se colorer en rouge vif et franc, tandis que les noyaux embryonnaires se colorent en rose plus pâle. Il présente à son intérieur un très fin réticulum avec épaississements au niveau des points nodaux. Il contient en outre de grosses granulations, qui, dans les stades les plus jeunes, sont relativement peu nombreuses, de tailles diverses et irrégulièrement distribuées; plus tard leur nombre augmente et leur distribution se régularise, elles semblent alors occuper chacune le centre d'une des mailles du réticulum ; souvent aussi elles offrent un aspect étoilé, les rayons qui en divergent paraissant se réunir au reste du réticulum. Elles retiennent vivement les colorants ; sur les coupes, on peut obtenir avec une élection absolue les granulations en question colorées en rouge vif par la safranine et le réseau en bleu par le bleu de méthylène (fig. 14). Il résulte de ce qui précède que ces granulations présentent un grand nombre de caractères communs avec les nucléoles des noyaux embryonnaires. Nous devons noter toutefois, sur les préparations *in toto*, qu'elles ont un aspect beaucoup moins réfringent que ces derniers, qu'elles offrent un contour moins net et sont moins brillantes; mais je pense que ces différences optiques sont dues plutôt à ce que les granulations du paranucléus et les nucléoles des noyaux embryonnaires sont plongés eux-mêmes dans des milieux ayant une réfringence différente.

Passage de la période hivernale à la période printanière. Première indication de la polyembryonie.

Le stade qui vient d'être décrit persiste avec quelques légères modifications de structure pendant tout l'hiver jusqu'au moment où les jeunes chenilles vont quitter l'abri qui leur est donné par les

pontes et se répandre sur les rameaux, c'est-à-dire jusqu'aux derniers jours de mars pour les chenilles d'*Hyponomeutus cognatellus* et jusque vers le 8 avril pour les chenilles d'*Hyponomeutus mahalebellus*. Cependant, dans un bon nombre d'œufs, avant cette époque, dès le mois de mars et même le mois de février, on peut déjà constater l'existence d'un groupement des noyaux embryonnaires qui, sans se multiplier encore d'une façon sensible, sont disposés par groupes au nombre de trois ou quatre en moyenne.

Le protoplasme qui est placé immédiatement autour de ces groupes de noyaux se caractérise comme plasma formatif, plus clair et plus fin que le reste du protoplasme de l'œuf; il s'isole de lui d'une façon plus ou moins complète par un espace lacunaire, de sorte que chaque groupe de noyaux avec le protoplasme formatif dans lequel il se trouve englobé constitue un petit amas sphérique logé lui-même dans une vésicule qui semble taillée dans la masse commune de l'œuf (fig. 9, 10). Le paranucléus (*na*), qui augmente de taille, reste directement immergé dans le plasma granuleux, qui, avec son aspect sombre, les petites gouttelettes réfringentes dont il est chargé, présente les caractères d'un plasma nutritif. Le paranucléus tient sous sa dépendance ce plasma nutritif tout entier, de même que chaque groupe de noyaux embryonnaires tient sous sa dépendance la petite masse claire de plasma formatif dans laquelle il est immergé.

Dès maintenant nous pouvons dire que le plasma nutritif granuleux avec le paranucléus qui le commande est devenu l'homologue de l'amnios des autres Hyménoptères parasites. Il est à noter que cette différenciation ne s'établit pas d'une façon aussi précoce pour tous les œufs et que l'on peut en trouver au mois de mars qui ne la présentent pas encore, tandis que d'autres peuvent la présenter déjà au milieu de février.

Période printanière. — Polyembryonie.

Nous venons de voir à la fin de la période hivernale le premier indice de la polyembryonie se traduire par le groupement des noyaux

embryonnaires en petites masses distinctes ; il y a là une indication, souvent à peine ébauchée, de la dissociation de l'œuf qui va s'établir définitivement dans les stades suivants. C'est à partir du moment où les chenilles vont sortir des pontes pour mener une vie libre et gagner les pousses nouvellement épanouies que ce phénomène va se produire.

Mais avant d'aborder l'étude des processus intimes du développement embryonnaire qui vont s'accomplir dans l'œuf et qui conduiront à la polyembryonie, nous allons d'abord décrire les modifications externes qu'il subit dans sa forme et son volume.

L'œuf, dès le commencement de la période printanière, s'accroît avec une rapidité considérable (fig. 16 et 18) ; restant encore sphérique pendant quelque temps, il ne tarde pas à prendre une forme ellipsoïde allongée, l'un des pôles étant souvent plus étroit, plus acuminé que l'autre (fig. 18) ; c'est sous cette forme et avec un diamètre 4 ou 5 fois plus considérable que pendant l'hiver, qu'on le rencontre à l'intérieur des chenilles de l'Hyponomeute du Fusain vers le 20 avril ; le même stade ne se rencontre pour l'Hyponomeute du Mahaleb (Cerisier de Sainte-Lucie) que vers le 10 mai.

L'œuf, ou plus exactement le complexe polygerminal, s'allonge ensuite de plus en plus, de façon à prendre la forme d'une saucisse (fig. 19) : il est alors facilement visible en disséquant la chenille à un faible grossissement et mesure environ 1/2 millimètre, alors que son diamètre pendant l'hiver ne dépassait pas 0 mill. 09. C'est dans les derniers jours d'avril que ce stade peut être observé pour l'Hyponomeute du Fusain.

Vers le milieu de mai pour l'Hyponomeute du Fusain, dans les premiers jours de juin seulement pour l'Hyponomeute du Mahaleb, le complexe polygerminal de l'Encyrtus s'est allongé au point de constituer un véritable cordon flottant (fig. 21) à côté du tube digestif de la chenille.

Ayant alors 3 ou 4 millimètres de long, présentant souvent des ramifications latérales, contenant à son intérieur, ou peu s'en faut,

le nombre définitif de morulas qu'il doit contenir, c'est-à-dire souvent plus d'une centaine, il se présente tel qu'il a été décrit par Bugnion, avec des trachées assez nombreuses se ramifiant à sa surface.

A mesure que l'évolution avance, le diamètre des embryons très facilement visibles par transparence se rapproche graduellement de celui du cordon dans lequel ils sont placés et ils tendent ainsi de plus en plus à se disposer sur un seul rang (fig. 23).

Le cordon polyembryonnaire de l'Encyrtus augmente pendant la deuxième moitié du mois de mai et les premiers jours de juin dans des proportions invraisemblables. Quelque grand que soit son allongement, il n'est pourtant pas proportionnel à celui que prennent les embryons eux-mêmes et ceux-ci finissent par devenir trop longs pour pouvoir être placés sur une seule ligne à la suite les uns des autres ; aussi, au terme de l'évolution, se casent-ils comme ils peuvent, en chevauchant les uns sur les autres (fig. 29) et le cordon finit par être bourré de larves entassées d'une façon quelconque, ayant la tête, les unes d'un côté les autres de l'autre, et le plus souvent disposées sur deux ou trois rangs. Quelquefois pourtant les larves restent alignées en une seule série et le cordon conserve un aspect grêle et moniliforme avec de légers étranglements correspondant aux espaces séparant les larves.

C'est vers le 10 juin que les cordons polyembryonnaires atteignent tout leur développement dans les chenilles des Hyponomeutes du Fusain (fig. 28 et 30) ; à cette époque, même, certains d'entre eux commencent à se dissocier et à égréner dans la cavité générale de la chenille l'essaim de larves qu'ils renferment. Ils atteignent alors fréquemment jusqu'à cinq centimètres de long et présentent souvent en outre des ramifications latérales ; leur diamètre est de 1/2 millimètre à 2 millimètres. Des trachées assez nombreuses disposées en bouquets se ramifient à leur surface.

Plus ou moins contourné sur lui-même, le cordon parasite occupe une place considérable dans la cavité générale à côté des organes de la chenille (fig. 30). Après une légère compression, on voit nettement sur les préparations fraîches, les détails de structure des larves qui

sont contenues à son intérieur et qui sont englobées dans une masse nutritive graisseuse. Pour chaque larve parasite, les grands troncs trachéens latéraux et les 9 rameaux stigmatiques remplis d'air attirent surtout l'attention et se traduisent par autant de lignes noires.

A cette époque la chenille a atteint toute sa taille et présente alors un aspect faiblement gonflé ; souvent elle est un peu plus grande et surtout plus grosse que les autres, avec une teinte jaune pâle et un éclat légèrement translucide, de sorte qu'avec un peu d'habitude on la distingue assez facilement ; mais c'est seulement à cette époque que les chenilles parasitées deviennent reconnaissables.

Pendant que l'œuf de l'Encyrtus donne lieu aux phénomènes évolutifs qui viennent d'être décrits et se change en un long cordon de plusieurs centimètres de long, il éprouve à son intérieur toute une série de transformations intimes qu'il convient maintenant d'étudier.

Nous envisagerons successivement à ce point de vue : 1° les *cellules embryonnaires*, 2° l'*amnios* dérivé du *paranucléus* et du plasma ambiant, 3° le *kyste adventice*.

1° Cellules embryonnaires

Dès le commencement de la période printanière, les noyaux embryonnaires se multiplient avec une grande rapidité, et à mesure qu'ils se multiplient, les petites masses muriformes, qui avaient, dans certains cas, commencé à s'ébaucher à la fin de l'hiver, deviennent de plus en plus nombreuses (fig. 16, 17, 18) ; celles-ci se trouvent formées d'un petit amas de protoplasma dans lequel se trouvent plongés des noyaux au nombre de 8 à 12 en moyenne ; la masse de protoplasma est si réduite d'ailleurs par rapport au volume occupé par les noyaux que ceux-ci paraissent souvent se toucher et que le corps muriforme semble presque constitué par les noyaux eux-mêmes. Chaque masse muriforme est logée dans une cavité arrondie à contour bien arrêté, creusée comme à l'emporte-pièce dans le protoplasma granuleux commun. Ces détails se voient avec une grande netteté sur les coupes de chenilles qui ont été ouvertes vivantes dans le liquide de Flemming

et qui ont été fixées par ce réactif (fig. 17) ; tous les contours sont alors nettement tranchés et les corps muriformes apparaissent logés dans des petites cavités arrondies, nettement circonscrites, d'une façon qui rappelle un peu la disposition des cellules cartilagineuses ou chondroblastes des animaux supérieurs dans la substance fondamentale. Cette disposition se manifeste aussi du reste avec une grande évidence, sans recourir à la méthode des coupes, en disséquant la chenille parasitée dans une solution d'iodure de potassium iodée très diluée. La liqueur de Ripart et Petit diluée de moitié d'eau donne aussi à ce point de vue de très bons résultats, et constitue un milieu permettant de conserver longtemps les préparations.

Au contraire, les pièces qui ont été fixées par l'eau chaude ou même par le sublimé donnent, au point de vue de la délimitation des morulas, des préparations insuffisantes et souvent alors leur plasma semble se fondre sur les coupes avec la masse générale de l'œuf.

Les noyaux d'une même masse muriforme ne sont pas toujours plongés dans un amas de plasma formatif commun et indifférencié : le plus souvent même ce protoplasma est subdivisé d'une façon plus ou moins marquée en cellules à contours très délicats renfermant chacune un ou plusieurs noyaux : comme ces cellules sont elles-mêmes contenues à l'intérieur de la grande vacuole qui loge le corps muriforme, il en résulte une apparence qui pourrait faire croire à une multiplication par voie endogène.

Les corps muriformes se multiplient à mesure que l'œuf grossit et peuvent être assimilés à de véritables gemmules ; il grossissent par multiplication de leurs cellules ; mais, lorsqu'ils sont arrivés à une certaine taille, représentée par un nombre de cellules qui ne paraît guère dépasser 12 ou 15, mais qui peut lui être inférieur, ils se divisent eux-mêmes par fractionnement et l'on voit souvent sur les préparations des corps muriformes irréguliers qui sont ainsi en voie de division pour se multiplier.

Il est probable que ce fractionnement, une fois qu'il a commencé à s'ébaucher, se termine avec une grande rapidité, et il est à noter

que le protoplasma granuleux amniotique dans lequel ces gemmules sont plongées ne gène en aucune façon leur multiplication : il constitue simplement une sorte de gangue diffluente qui se moule sur elles, et qui les englobe au fur et à mesure de leur formation. Dans les derniers jours d'avril[1], alors que le complexe polygerminal de l'Encyrtus a atteint 1/2 millimètre de long et pris la forme d'une saucisse (fig. 19), les corps muriformes sont à son intérieur au nombre d'une quarantaine environ, bien distincts les uns des autres et plongés dans la masse granuleuse commune : le nombre des cellules qui les composent est toujours assez réduit, en moyenne de 8 à 12.

Vers le milieu de mai, alors que le complexe polygerminal est devenu un cordon de 3 à 4 millimètres de long, les gemmules se sont multipliées au point de dépasser fréquemment la centaine et constituent maintenant de véritables morulas (fig. 20, 21, 22). Elles ont en moyenne 20 à 40 cellules, qui par pression réciproque présentent un aspect polygonal. Sur les mêmes coupes on voit quelques embryons un peu plus avancés que les autres, d'une forme ovoïde et qui présentent de 60 à 80 cellules.

La division des cellules se fait alors d'une façon active et les figures de mitoses typiques sont nombreuses sur les préparations fixées par le liquide de Flemming, ou par le liquide de Gilson (fig. 20).

A partir de ce moment l'embryon cesse d'être représenté par une simple morula ; les feuillets embryonnaires commencent à s'ébaucher, et la forme du corps commence à s'établir. L'embryon abandonnant la forme sphérique, tend vers la forme discoïdale en se comprimant de façon à présenter deux faces latérales ; il prend en outre un aspect réniforme par suite de la formation d'un hile très profond qui se creuse de haut en bas et d'arrière en avant et qui correspond à la région dorsale (fig. 24, *h.*), tandis que le bord convexe, opposé au hile, correspond à la face ventrale. On remarquera que ces rapports

[1] La date à laquelle on peut rencontrer les différents stades est très variable et l'on pourra, suivant les années précoces ou tardives, trouver des stades en avance ou en retard sur ceux que nous indiquons.

sont précisément inverses de ceux qui ont été admis jusqu'ici par les auteurs qui se sont occupés du développement des Hyménoptères parasites (Chalcidiens ou Proctotrypides). Le pôle antérieur se différencie nettement du pôle postérieur par son volume notablement plus considérable ; il prend un aspect largement tronqué à son extrémité et l'on y voit alors une dépression qui regarde du côté dorsal et qui correspond au stomodæum (*b*. fig. 24).

Sur le bord convexe représentant la face ventrale, court un sillon longitudinal, peu accentué vers le milieu mais qui se creuse davantage au niveau du stomodæum et vers l'extrémité postérieure ; ce sillon est le représentant du sillon mésodermique des autres Insectes. Enfin plusieurs sillons transversaux apparaissent, indiquant le commencement de la segmentation du corps (fig. 25, 26, 27).

C'est avec cet aspect général que l'on trouve les embryons vers le 25 mai. Les principaux phénomènes (fig. 31, 32, 33), qui, pendant l'évolution qui vient de se produire, président à la formation des feuillets, des tissus et des organes, sont les suivants :

Dans chaque morula parvenue à la taille maxima qu'elle doit atteindre, et au moment où le hile commence à se creuser, les cellules de la partie centrale se modifient, des lacunes se forment entre elles et elles constituent ainsi un tissu d'aspect lâche et mésenchymateux ; leur noyau devient un peu plus volumineux et leur protoplasma devient vacuolaire et se réduit à des trabécules formant une sorte de réseau (fig. 31 et 32 *end*). Ces cellules centrales ainsi modifiées constituent l'endoderme[1].

[1] Quelle est exactement l'origine de ces cellules endodermiques centrales ?

A cause de la petitesse des embryons, et de la condensation extrême des processus évolutifs, l'interprétation des faits est à ce sujet d'une difficulté très grande.

L'interprétation la plus naturelle, celle qui serait adoptée, je crois, de prime abord, par tout observateur, et qui semble correspondre aux préparations que l'on a sous les yeux, est que cet endoderme est constitué par les cellules existant primitivement au centre de la morula et résulte d'un processus de délamination séparant les feuillets externes. En raison de ce que nous verrons chez les Proctotrypides, on peut pourtant se demander si les cellules endodermiques ne seraient pas d'une façon très precoce bourgeonnées au niveau du hile ; elles partiraient alors de ce point pour aller remplir une cavité de segmentation presque virtuelle rappelant la cavité de la blastula des Proctotrypides et qui se trouverait en quelque sorte comblée par l'endoderme au fur et à mesure de sa formation.

L'Encyrtus ne passe donc pas par le stade blastula, comme cela a lieu pour les Proctotrypides, et, au moment même où se fait la raréfaction de la partie centrale, les cellules périphériques sont toujours disposées sur plus d'une rangée : ces cellules constituent l'ectoderme et le mésoderme, qui, en raison de la condensation des phénomènes évolutifs, paraissent naître d'une façon synchronique. La couche ecto-mésodermique restante après la différenciation de l'endoderme est notablement plus épaisse du côté ventral que sur la région latéro-dorsale ; cette zone épaisse correspond à la bandelette germinative des autres Insectes ; mais ici, en raison de l'absence du vitellus, elle circonscrit la gemmule tout entière et son extrémité céphalique ne se trouve séparée de son extrémité caudale que par la dépression du hile (*h*). Le fond de ce hile apparaît du reste comme un véritable point mort au point de vue du développement blastodermique : si on l'examine sur les coupes, on constate que l'endoderme semble en ce point en relation directe avec l'extérieur (*h*., fig. 31) et l'on est ainsi conduit à conclure qu'à ce moment il n'y a pas à ce niveau de paroi dorsale effective. A mon avis, le fond du hile chez l'Encyrtus correspond exactement à l'orifice de l'invagination dorsale qui forme le sac gastrique chez les Proctotrypides (fig. 46) : mais dans le développement plus condensé et abrégé de l'Encyrtus où nous avons une morula au lieu d'une blastula, l'invagination creuse n'a pas lieu de se produire ; elle se trouve représentée en quelque sorte dès l'origine par le massif central des cellules endodermiques ; quant à l'orifice de l'invagination que l'on trouve chez les Proctotrypides, il se trouve représenté par le point qui est placé chez l'Encyrtus au fond du hile et au niveau duquel les cellules endodermiques sont en relation avec l'extérieur (*h*., fig. 31).

Si, exception faite pour la masse céphalique, la région dorsale est à peu près nulle, la région ventrale est au contraire très développée et formée de plusieurs couches de cellules superposées et pressées les unes contre les autres. Ces cellules représentent à la fois l'ectoderme et le mésoderme et les cellules les plus internes se diffé-

renetent de façon à donner des groupes segmentaires disposés par paires et qui seront l'origine des tissus mésodermiques (*ms.*, fig. 31). C'est surtout dans le voisinage de la ligne médiane ventrale, que se fait cette prolifération du mésoderme : le sillon longitudinal faiblement indiqué et transitoire qui parcourt le bord ventral est un vestige manifeste du processus d'invagination mésodermique qui permet d'attribuer au mésoderme de l'Encyrtus une origine tout à fait comparable à celle du mésoderme des autres Insectes.

En résumé, le caractère particulier du développement des feuillets embryonnaires dans la gemmule de l'Encyrtus tient surtout à la rapidité et à la condensation des phénomènes évolutifs, qui masquent les caractères primitifs sous l'aspect d'un processus de délamination.

Les cellules centrales endodermiques formeront à la fois la paroi du mésentéron et un groupe de cellules vitellines destinées à rester dans la cavité du mésentéron jusqu'à la fin du développement embryonnaire. Pour cela les cellules les plus externes de la masse endodermique se multiplient, se rangent régulièrement les unes contre les autres de façon à constituer un épithélium continu; les cellules internes au contraire restent lâchement unies et forment à l'intérieur du mésentéron un tissu d'aspect mésenchymateux formé de cellules réunies entre elles par des trabécules protoplasmiques (*end.*, fig. 33.) Ces cellules présentant des noyaux aussi bien caractérisés que les autres noyaux embryonnaires, constituent un vitellus très rudimentaire mais nettement défini ; elles se mutiplient peu ou point de sorte qu'elles finissent par former un tissu très lâche et l'estomac apparaît alors traversé par des trabécules protoplasmiques présentant de distance en distance quelques noyaux.

Chez l'Encyrtus, comme chez les Thysanoures, le mésentéron peut donc être considéré comme formé aux dépens de l'endoderme primitif et par la différenciation de ses cellules les plus externes. Le stomodæum et le proctodæum ne m'ont paru nullement contribuer à sa formation.

Les glandes séricigènes, à cause de leur volume et de leur déve-

loppement précoce, constituent un des traits caractéristiques de l'organisation de l'embryon (*gs.* fig. 31 et 32); c'est par une invagination ectodermique et paire qu'elles prennent naissance très loin du pôle céphalique et bien au-dessous de la bouche; elles se glissent sous la forme de deux larges tubes entre l'entéron qui à cette époque est à peine différencié et la paroi du corps; elles s'entourent, chemin faisant, de cellules mésodermiques. Contrairement à ce qui a lieu pour l'entéron, la lumière de ces tubes est libre et nettement limitée par une couche d'aspect cuticulaire assez épaisse qui tapisse les grosses cellules épithéliales de la paroi. Peu à peu, par suite de la formation d'une saillie très développée correspondant au plancher buccal et à la lèvre inférieure, les orifices pairs des glandes salivaires se trouvent masqués, un canal impair réunissant les deux glandes se constitue en avant des orifices primitifs et la disposition connue que l'on rencontre chez la larve ne tarde pas à s'établir.

Vers le 10 juin les larves sont entièrement constituées. Elles ont été bien décrites par Bugnion; je n'en ferai donc pas l'étude détaillée, et je me contenterai de rappeler les principaux traits qui les caractérisent.

Elles ont un peu moins de 1 millimètre de long et comptent, outre la tête, 13 segments.

Elles sont renflées antérieurement, atténuées à leur extrémité postérieure : à l'extrémité antérieure se trouve une bouche arrondie avec deux petites mandibules cornées en forme de crochets.

A l'extrémité postérieure du corps, sur la face ventrale, se trouve un anus en forme de fente transversale.

Ces petites larves sont recouvertes d'une cuticule mince et lisse qui se prolonge souvent à l'extrémité postérieure du corps en une sorte de capuchon caudal. Elles se meuvent faiblement sans arriver à se déplacer.

Elles restent enfermées dans le cordon qui les réunit pendant quelques jours et se nourrissent alors aux dépens de la masse nutritive diffluente d'origine amniotique qui les entoure. « Les parois de l'es-

tomac, dit Bugnion, sont le siège de contractions péristaltiques assez rapides, imprimant à son contenu un va-et-vient continuel; ces contractions se prolongent le long des parois du tube digestif jusqu'aux mamelons qui limitent l'orifice buccal et semblent opérer un mouvement de succion.» L'estomac se remplit ainsi de la masse nutritive et devient visible par transparence sous la forme d'une tache opaque et grisâtre placée au milieu du corps.

Avant d'être mises en liberté dans la cavité générale de la chenille, les larves dont il vient d'être question subissent une mue, pendant laquelle elles abandonnent leurs cuticules avec leurs crochets buccaux caractéristiques et les ramifications trachéennes encore attenantes aux stigmates. Il faut plusieurs jours pour que toutes les larves se dégagent et l'on trouve pendant une quinzaine de jours encore des individus qui flottent librement dans la lymphe, pendant que d'autres restent enfermés dans leur tube. Dès les premiers jours de juillet, toutes les larves sont généralement libérées (Bugnion).

2° Amnios.

Dans tout ce qui précède, en suivant pendant la période printanière le développement du complexe polyembryonnaire issu de l'œuf de l'Encyrtus, nous ne nous sommes occupés que des cellules embryonnaires et des embryons qui en proviennent; mais nous avons entièrement laissé de côté l'étude du paranucléus et du protoplasma nutritif qui se trouve sous sa dépendance. Il importe donc maintenant d'étudier pas à pas les phénomènes qui président à leur évolution.

Dès le début de la période printanière, au moment où l'œuf grossissant rapidement passe de la forme sphérique à la forme ovoïde allongée, le paranucléus augmente de taille d'une façon fantastique (*na*, fig. 16); sa forme devient de plus en plus irrégulière et il se lobe ou se ramifie de façon à envelopper les corps muriformes ou gemmules et à envoyer entre eux de nombreux prolongements. Puis il se fragmente par division directe en une quantité de grosses

masses nucléaires secondaires. Ces masses sont irrégulièrement arrondies, les unes sphériques, d'autres ovulaires, d'autres enfin à contours irrégulièrement découpés. Elles présentent la structure dont j'ai parlé pour le paranucléus : elle sont formées par un réseau à mailles fines dans lequel sont plongées une grande quantité de granulations d'aspect étoilé, assez régulièrement calibrées et régulièrement disposées, chacune d'entre elles occupant le centre d'une aréole plus claire. Ces masses paranucléaires ne présentent pas de membrane d'enveloppe différenciée. Sur les préparations qui ont simplement été fixées par l'acide osmique et qui sont traitées par le picrocarmin, elles se colorent rapidement en rouge vif, tandis que les corps muriformes sont plus longs à se colorer et se teintent en rose jaunâtre. Les granulations qu'elles renferment se colorent vivement par le carmin, le vert de méthyle et les divers colorants nucléaires le fond des masses paranucléaires formé par le reticulum se colore également en rose vif par le picrocarmin.

Tandis que les corps muriformes sont, en quelque sorte, indépendants de la gangue protoplasmique granuleuse dans laquelle ils sont englobés, les masses paranucléaires sont, au contraire, en contact immédiat avec elle, et, ainsi que je l'ai déjà indiqué, constituent avec elle une individualité organique assimilable à l'*amnios* des autres Hyménoptères parasites. Je donnerai donc le nom de noyaux amniotiques aux masses paranucléaires, et le nom d'*amnios* ou de *trophamnios* à l'ensemble de la formation, sans d'ailleurs vouloir impliquer par ces désignations une homologie absolue avec la membrane amniotique de l'œuf des autres Insectes.

Quant au rôle de l'amnios, il est évidemment celui d'un organe servant à élaborer des réserves nutritives qui seront ensuite utilisées par les embryons, et il sert d'intermédiaire entre l'hôte et le parasite : c'est pour caractériser cette adaptation spéciale que je propose le nom de *trophamnios* pour le désigner.

Dans les derniers jours d'avril, alors que le complexe polygerminal de l'Encyrtus s'allonge en forme de saucisse, le fractionnement du

paranucléus atteint un très haut degré et il se résout en une quantité de noyaux généralement allongés dans le sens du complexe, de forme irrégulière, plus ou moins rameux, dont la taille va en diminuant à mesure que l'évolution se poursuit. En même temps, le protoplasma se charge de matières graisseuses qui, visibles déjà aux stades précédents sous la forme de petits groupes de gouttelettes se colorant en noir par l'acide osmique, deviennent de plus en plus nombreuses et remplissent les espaces vacuolaires du protoplasma.

Vers le milieu de mai (stade en cordon de quelques millimètres de long, fig. 31), la masse trophamniotique est formée d'un protoplasma présentant sur les coupes de nombreuses et larges vacuoles correspondant aux substances graisseuses disparues sous l'influence des réactifs (fig. 31). Ces réserves graisseuses apparaissent sous forme d'amas ou de traînées noires sur les pièces traitées par l'acide osmique, tandis que sur les pièces fraîches ou venant d'être fixées par le sublimé, elles se présentent sous l'aspect de nombreuses gouttelettes brillantes, réfringentes et visibles à un faible grossissement (fig. 23).

A mesure que le cordon polyembryonnaire s'accroît, le trophamnios qui englobe les embryons augmente et continue à accumuler des réserves : il constitue un véritable vitellus externe, mais un vitellus, qui, loin de s'épuiser par la consommation faite par les embryons, continue à s'accroître pour subvenir aux besoins de ces derniers, en empruntant les éléments nutritifs à la lymphe de l'hôte dans lequel il se trouve.

Les liquides nutritifs élaborés par la masse trophamniotique aux dépens de la lymphe transsudent dans les loges où se trouvent placés les embryons et constituent le milieu dans lequel ils sont plongés et où ils puisent les éléments nécessaires à leur évolution.

La vitalité de cette masse nutritive et son accroissement sont assurés par les nombreux noyaux amniotiques qui continuent à se multiplier avec une très grande activité, et qui se présentent maintenant avec les caractères de noyaux ordinaires et typiques à peine plus gros que les noyaux embryonnaires, et distribués irréguliè-

rement dans le protoplasma (fig. 31). Ils sont souvent groupés par paquets ou par traînées, ou bien disséminés d'une façon quelconque. Ils ne se multiplient que par division directe; car jamais ils ne présentent de figures de mitoses, et cela sur des préparations où les embryons en offrent un très grand nombre. La division paraît souvent multiple et commandée par les nucléoles (fig. 32).

Au début de juin, la masse trophamniotique occupe un volume moins considérable par rapport à celui des embryons que dans les stades précédents. Les embryons disposés dans le cordon en une seule rangée sont placés dans de larges loges ovoïdes creusées dans la substance englobante; ces loges, superposées comme les chaînons d'une chaîne, ne sont plus séparées les unes des autres que par de minces cloisons de substance protoplasmique passant comme autant de ponts d'une paroi à l'autre (fig. 31). Le trophamnios se trouve ainsi représenté par une épaisse couche doublant intérieurement la membrane kystique externe, et par des cloisons transversales qui s'amincissent en leur milieu pour s'épaissir au contraire graduellement à leur périphérie en se continuant avec la couche précédente. Cette gangue nutritive s'est extrêmement chargée de matières grasses; aussi, sur les coupes, elle présente un aspect tellement vacuolaire qu'elle est transformée en un réticulum, et c'est dans les trabécules et les îlots protoplasmiques qui séparent les mailles de ce réseau que se trouvent logés les nombreux noyaux amniotiques (fig. 31). Ceux-ci, sur les préparations fixées par le liquide de Gilson et colorées par l'hématoxyline et l'orange tranchent par leur couleur d'un bleu violet sur le fond jaune rosé de la masse plasmatique. La plupart d'entre eux ne paraissent nullement en voie de dégénérescence à cette époque; dans certains points pourtant, on en voit qui n'ont plus de contour distinct, qui se colorent d'une façon moins vive et qui se résolvent en granulations se perdant dans le protoplasma ambiant.

Vers le 10 ou 15 juin, au moment où les chaînes, ayant atteint toute leur taille, ne vont pas tarder à se dissocier et où les larves qu'elles contiennent vont être libérées dans la cavité générale de la

chenille, la masse plasmatique du trophamnios est relativement très réduite par rapport à la place occupée par les jeunes larves. Elle forme une couche irrégulièrement déchiquetée et appliquée contre la face interne du tube kystique et d'où partent quelques minces cloisons transversales séparant incomplètement les loges dans lesquelles les larves se trouvent placées (fig. 33). Dans cette masse amniotique se trouvent de nombreux noyaux dont beaucoup sont encore bien conformés et nettement limités : mais un grand nombre pourtant ont perdu en partie leur affinité pour les substances colorantes, de sorte qu'ils restent pâles et peu visibles dans le protoplasma ambiant, sur des préparations où tous les noyaux des embryons sont au contraire colorés en violet intense par l'hématoxyline. On trouve du reste tous les intermédiaires entre les noyaux amniotiques qui se colorent encore vivement et ceux qui se confondent avec le plasma ambiant.

La masse plasmatique est en outre remplacée en grande partie par une substance d'apparence albumineuse, anhiste, vivement teintée en jaune orange sur les préparations doublement colorées par l'hématoxyline et par l'orange. Cette substance résulte évidemment de la dégénérescence et de la fonte du plasma amniotique dont elle englobe les îlots et avec lequel elle se continue ; elle contient, sur les préparations fixées au liquide de Gilson, mais non sur les préparations fraîches, un très grand nombre de petits corpuscules opaques d'aspect pigmentaire se présentant tantôt comme de simples granulations noires, tantôt sous la forme de petites baguettes ou courts filaments noirs plus ou moins contournés ; cette même substance anhiste avec les mêmes corpuscules se retrouve à cette époque dans les estomacs des larves, et elle constitue la nourriture de ces dernières, avant leur mise en liberté dans la cavité générale de la chenille.

Sur les préparations fraîches, la masse qui entoure les larves paraît uniformément formée d'une substance granuleuse opaque, semi-fluide, chargée de nombreuses gouttelettes graisseuses ; tout l'ensemble est noir à la lumière transmise. Les larves sont légère-

ment mobiles dans cette masse nutritive et l'on peut en voir qui par leurs contractions pharyngiennes font pénétrer dans leur tube digestif la substance qui les englobe.

3° Kyste adventice.

Au début de la période printanière, pour suivre l'accroissement de l'œuf, l'enveloppe cellulaire dont il est entouré multiplie le nombre de ses éléments ; en même temps, la couche épithéliale formée par ces derniers se régularise, les cellules s'individualisent d'une façon de plus en plus nette et sur la paroi interne c'est-à-dire sur celle qui est en rapport direct avec l'œuf, on constate l'existence de convexités saillantes correspondant aux noyaux et représentant chacune un territoire cellulaire. La paroi externe est limitée par une membrane propre anhiste fine et à double contour qui est en rapport avec la cavité générale de la chenille ; c'est à sa surface que viennent se distribuer les rameaux trachéens.

A la fin d'avril, lorsque le complexe polygerminal de l'Encyrtus s'est allongé en forme de saucisse ou de cordon, le kyste présente un épithélium typique dont les cellules légèrement aplaties sont nettement séparées les unes des autres ; et, sur les pièces fixées par l'acide osmique, en mettant au point de façon à voir le kyste, non pas en coupe optique, mais par sa face externe, les cellules se montrent avec un contour polygonal et constituent par leur association une mosaïque comparable à celle des épithéliums pavimenteux les plus typiques (fig. 19, extrémité gauche).

Comme ces éléments n'ont pas sensiblement augmenté de taille depuis le commencement de l'évolution, ils se sont multipliés dans une énorme proportion, et d'une façon parallèle à l'accroissement pris par l'œuf de l'Encyrtus. L'enveloppe kystique constitue alors un véritable tube épithélial fermé à ses deux extrémités, et dans lequel se trouve incluse la chaîne polyembryonnaire englobée elle-même dans la gangue amniotique. Il n'y a ensuite aucun phénomène important à signaler dans l'évolution ultérieure de ce kyste, sinon la

continuation de son accroissement proportionnel à celui du cordon polyembryonnaire qu'il limite extérieurement. Les cellules se multiplient de façon à conserver pendant toute la durée du développement le même type de revêtement épithélial ; l'épithélium s'amincit aussi progressivement, surtout dans les stades avancés de l'évolution, et se rompra avec la plus grande facilité au moment où le cordon polyembryonnaire se désagrègera et où les larves essaimeront dans la cavité générale de la chenille.

Période estivale.

Vie indépendante des larves dans la lymphe de la chenille. — Nymphose et éclosion de l'imago.

Je serai très bref sur ce chapitre que j'ai cru pouvoir laisser presque entièrement de côté dans mes recherches, parce qu'il ne présente pas d'importance au point de vue de la polyembryonie et parce qu'il constitue la plus grande partie du mémoire de Bugnion.

Pour ne pas laisser une lacune dans l'exposé du cycle évolutif de l'Encyrtus, je me contenterai donc de résumer à ce sujet, d'après cet auteur, les faits qui me paraissent essentiels pour la connaissance du développement évolutif de cet Insecte, en ajoutant les quelques observations que j'aurai pu faire sur le même sujet. A la fin de juin ou dès les premiers jours de juillet, au moment où les chenilles se mettent en cocons, les larves, rompant le kyste tubulaire épithélial qui les enveloppe, sont mises en liberté dans la cavité générale ; il arrive même souvent qu'elles sont libérées d'une façon encore plus précoce, vers le milieu de juin. En émigrant dans la cavité générale, elles abandonnent une première mue que l'on retrouve dans l'intérieur du tube épithélial. Elles ont alors une taille un peu plus grande que pendant la période précédente et mesurent 1-2 mill. (fig. 34). Elles sont en outre plus renflées antérieurement et plus distinctement annelées. La tête présente une bouche à peu près quadrangulaire, avec deux crochets chitineux jaunes, assez pointus, sem-

blables à ceux qui existaient avant la mue, mais plus forts et plus distincts.

Le pharynx qui fait suite immédiatement à cet orifice est renforcé de chaque côté par une petite tige rigide. Les antennes sont représentées par deux petits mamelons. Sur les côtés du corps, se trouvent de chaque côté 9 stigmates distribués du 2e au 10e segments somatiques.

L'intérieur du corps est rendu opaque par un grand nombre de cellules graisseuses, disposées par petits groupes à la face interne des téguments et formant des bandes longitudinales assez régulières. On aperçoit cependant par transparence l'estomac très volumineux, en forme de sac, et rempli d'une substance jaune, demi-liquide. Je ne parlerai pas de l'organisation interne qui ne présente rien de spécial.

D'après Bugnion, les larves d'Encyrtus se contentent d'abord de sucer la lymphe, et les petites mandibules n'entreraient en action qu'à la fin de l'évolution. Elles respectent les organes essentiels de leur hôte et épargnent sa vie aussi longtemps qu'elle est nécessaire à leur propre conservation, puis, arrivées à la fin de la phase larvaire, elles dévorent tout l'intérieur, et se préparent ainsi par un dernier et copieux repas à la période de jeûne dans laquelle elles vont entrer. A ce propos, je ferai remarquer que les chenilles ont déjà atteint toute leur taille et se disposent à se mettre en cocons ou commencent à s'y mettre lorsque les larves d'Encyrtus sortent de leur tube membraneux ; les larves parasites n'ont donc pas grands ménagements à prendre vis-à-vis de leur hôte, et c'est en quelques jours qu'elles en dévorent l'intérieur.

Vers le 8 juillet en moyenne, mais parfois dès le 20 juin, les viscères de la chenille sont déjà dévorés par les larves qu'elle héberge et celles-ci se trouvent contenues dans un sac formé par la peau de la chenille. Cette peau se moule alors sur son contenu et il se dessine à la surface un grand nombre de petites saillies ovoïdes qui correspondent chacune à une larve (fig. 35) ; en même temps un cloisonnement s'effectue à l'intérieur et le sac formé par les téguments

de la chenille se trouve partagé ainsi en un grand nombre de petites loges polyédriques dont chacune renferme une larve d'Encyrtus. D'après Bugnion ces loges seraient de véritables cocons, et leurs parois seraient sécrétées par les larves parasites elles-mêmes au moyen de leurs glandes séricigènes. Celles-ci donneraient naissance à un liquide visqueux qui se durcirait bientôt et formerait des cloisons rigides. Je ne puis me ranger à cette opinion ; il suffit en effet de faire une préparation de ces loges dans le baume du Canada au moment où elles se constituent pour voir qu'elles sont formées par les cuticules mêmes des larves parasites ; la cuticule de chaque larve s'écarte des téguments, s'épaissit et durcit de façon à constituer un puparium comparable à celui de nombreux Diptères. Chacune de ces enveloppes porte en effet la mue de l'armature buccale avec ses crochets chitineux, de sorte que son origine ne peut être douteuse. D'abord molle et blanche, l'enveloppe cuticulaire devient ensuite rigide et testacée, et c'est alors que la chenille toute cloisonnée à son intérieur devient brune, rigide et prend son aspect momifié caractéristique. Rien n'est plus facile que de reconnaître à la vue ou encore mieux au toucher ces chenilles cloisonnées au milieu des cocons normaux dans un nid d'Hyponomeutes.

Le changement de la larve en nymphe a lieu au moyen d'une nouvelle mue, peu de jours après le cloisonnement de la chenille et, à dater de cette époque, il faut compter une vingtaine de jours jusqu'à l'éclosion. Pendant la première huitaine, la nymphe est blanche ; peu à peu le thorax et l'abdomen prennent une teinte grisâtre et, si l'on ouvre les alvéoles dix jours avant l'éclosion, on trouve les nymphes entièrement formées, déjà colorées en noir intense, mais absolument inertes. Le moment de l'éclosion venu, l'Encyrtus se débarrasse de la membrane qui l'entoure (4e mue), taille à l'aide de ses mandibules une ouverture arrondie dans la peau de la chenille, développe ses ailes et s'échappe de sa prison. Le nombre des Insectes qui se dégagent ainsi d'une seule chenille atteint en moyenne la centaine et peut s'élever jusqu'à 180. Dans le cas

d'un nombre aussi élevé, il s'agit probablement de chenilles qui ont été parasitées au moins par deux Encyrtus.

Détermination du sexe chez l'Encyrtus.

Bugnion a établi ce fait très intéressant dont j'ai pu constater l'exactitude, que les Encyrtus éclos de la même chenille appartenaient le plus souvent à un sexe unique.

Cet auteur a résumé son étude sur cette question en disant que sur un total de 21 observations, il avait obtenu :

5 fois des ♂ exclusivement.

9 fois des ♀ exclusivement.

3 fois une grande majorité de ♂.

1 fois une grande majorité de ♀.

3 fois des ♂ et des ♀ en nombre à peu près égal.

La connaissance du développement polyembryonnaire de l'Encyrtus nous met à même de donner pour les faits qui précèdent, une interprétation fort différente de celle à laquelle Bugnion se trouvait logiquement conduit. Pour Bugnion, chaque chaîne polyembryonnaire correspondait à autant d'œufs qu'elle contenait d'embryons, et tous ces œufs avaient été déposés en un paquet par la femelle pondeuse; aussi admettait-il, pour interpréter la singulière distribution des sexes qu'il avait constatée, et d'après ce que l'on sait des Abeilles, des Guêpes et des Fourmis :

1° Que les chenilles donnant exclusivement des mâles sont celles qui ont été piquées par un Encyrtus non fécondé ;

2° Que les chenilles donnant exclusivement des ♀ sont celles qui ont été piquées par un Encyrtus fécondé, ayant du sperme en suffisance ;

3° Que les pontes donnant lieu à la fois à des ♀ et à des ♂ proviennent d'un Encyrtus fécondé chez lequel un certain nombre d'ovules ont échappé à l'imprégnation.

Bugnion fait en outre observer que la présence simultanée de mâles et de femelles dans une même chenille peut aussi résulter de

ce qu'une chenille a été piquée par deux ou plusieurs femelles pondeuses.

L'interprétation qui me paraît par contre nécessairement résulter de la polyembryonie de l'œuf de l'Encyrtus est la suivante :

L'œuf d'où doit naître toute la légion d'Encyrtus d'une seule chaîne est, dès le début de son évolution, déterminé comme mâle ou comme femelle. La cause de cette détermination réside-t-elle dans la fécondation pour le sexe femelle, et dans l'absence de fécondation pour le sexe mâle, il se peut qu'il en soit ainsi, mais le fait n'est pas démontré. En tout cas, quelle que soit cette cause, elle agit au début de l'éclosion, et tous les Encyrtus qui naîtront de cet œuf mâle ou femelle seront eux-mêmes mâles dans le premier cas et femelles dans le second.

Les cas où l'on trouve à la fois des mâles et des femelles, en nombre à peu près égal, s'expliquent aisément, si l'on a présent à l'esprit ce fait que fréquemment une même chenille renferme deux chaînes d'Encyrtus ou même un nombre de chaînes supérieur à deux : ces chaînes pouvant appartenir à des sexes différents, il n'y aura donc rien d'étonnant à voir des mâles et des femelles éclore en nombre à peu près égal d'une même chenille. Il paraît plus difficile au premier abord d'expliquer les cas relativement exceptionnels (4 cas sur 21) dans lesquels on rencontre les deux sexes avec une très grande majorité d'individus appartenant à l'un d'entre eux, par exemple 146 tous femelles sauf un mâle : 49 tous mâles sauf 1 à 2 femelles. Ces cas s'expliquent pourtant d'une façon toute naturelle, si l'on réfléchit que, dans le cas de l'existence de plusieurs chaînes dans une même chenille, il est de règle que beaucoup de parasites, ayant une alimentation insuffisante, meurent sans arriver au terme de leur développement : on trouve fréquemment à l'intérieur des chenilles une quantité d'individus qui sont morts sans avoir pu arriver à se transformer. On comprend alors facilement que les individus d'une chaîne un peu plus avancée dans son développement seront dans de meilleures conditions que les autres pour triompher

dans la lutte pour l'existence et qu'ils ne laisseront plus qu'une quantité de vivres tout à fait insuffisante pour assurer le développement des individus appartenant à d'autres chaînes restées en retard, si peu soit-il, dans leur évolution. Tous les individus de ces chaînes mourront donc ou quelques-uns d'entre eux seulement subsisteront et il en résultera, dans ce dernier cas, la possibilité de l'existence de quelques mâles avec de nombreuses femelles ou inversement de quelques femelles avec de nombreux mâles dans une même éclosion.

AGENIASPIS TESTACEIPES (Ratzb.) D.T.

(*ENCYRTUS TESTACEIPES* Ratzb.)

Ce parasite vit dans les chenilles de divers *Lithocolletis*. Je l'ai observé dans la chenille de *Lithocolletis cramerella* qui mine la face inférieure des feuilles de Chêne en soulevant l'épiderme inférieur; la plaque minée ainsi formée présente un pli médian. C'est au commencement d'octobre seulement que j'ai observé des chenilles parasitées par l'*Ageniaspis testaceipes* et je n'ai pu voir que des stades avancés de l'évolution. On trouve de 12 à 15 larves parasites dans la même chenille et, au commencement d'octobre, elles ont dans la plupart des cas leur taille définitive; elles bourrent alors la peau de la chenille qui se trouve divisée en autant de compartiments qu'il y a de larves; au premier abord la peau de la chenille qui est transparente passe inaperçue et on se croirait en présence de 12 à 15 petites coques soudées en série et sur un rang les unes aux autres; mais, en regardant de plus près, on voit que la peau de la chenille subsiste et qu'elle forme à la série de coques une enveloppe diaphane et testacée. A la même époque, on trouve aussi d'autres chenilles dans lesquelles les larves parasites sont encore groupées à l'intérieur d'un tube épithélial semblable à celui de l'*Ageniaspis fuscicollis*. Je n'ai vu toutefois que des stades avancés et le tube ne subsistait plus que par lambeaux entourant des groupes de larves; l'épithélium de ce tube présentait d'ailleurs tous les caractères de celui du type précédent, et

il n'est pas douteux que le développement se passe d'une façon très semblable.

Il est à prévoir que des observations ultérieures feront découvrir de nouveaux cas de polyembryonie chez les Chalcidiens et en particulier dans le groupe des Encyrtinæ. D'après M. Giard (1898), le *Litomastix truncatellus* (Dalm.) doit présenter aussi une multiplication embryonnaire des plus actives. Près de trois mille de ces insectes peuvent en effet sortir d'une même chenille de *Plusia* et une femelle de *Litomastix* ne renferme pas plus d'une centaine d'œufs mûrs dans ses ovaires. Howard a aussi compté 2,500 exemplaires de *Litomastix* sortant d'une chenille de *Plusia brassicæ* Riley.

POLYGNOTUS MINUTUS (Lindm) (1)

(Planche XIII.)

J'ai déjà parlé de ce Proctotrypide dans un mémoire antérieur (1897) ; mais à l'époque où ce dernier fut publié. je n'avais pu encore assister à l'évolution des plus jeunes stades, et, comme d'ailleurs je n'avais pas encore fait mes observations sur l'Encyrtus, la partie la plus intéressante de l'histoire évolutive de cet Insecte, c'est-à-dire son développement polyembryonnaire, m'était restée entièrement inconnue.

Lorsque, en 1898, mon attention fut mise en éveil par la révélation des phénomènes qui caractérisent le développement de l'Encyrtus, je me reportai à mes notes et à mes dessins concernant le *Polygnotus minutus*, et il me parut aussitôt très probable que cet Insecte présentait un nouveau cas de développement polyembryonnaire.

[1] Cet Insecte a d'abord été décrit par Lindeman (1887), sous le nom de *Platygaster minutus*. Un autre Platygaster antérieurement décrit par Zetterstedt portant le même nom, celui-ci a été changé par de Dalla Torre et c'est sous le nom de *Platygaster minutula* qu'il figure dans le grand catalogue des Hyménoptères de cet auteur.

D'après Ashmead, le même Insecte doit être rapporté au genre Polygnotus très voisin du genre Platygaster (*str. s*).

Toutefois, malgré les demandes que j'adressai de divers côtés à mes correspondants et les nombreux envois qu'ils me firent, il me fut impossible pendant longtemps d'avoir les matériaux nécessaires pour me permettre de reprendre ces observations, et ce ne fut qu'en 1901 et surtout en 1902, que, grâce à la grande obligeance de M. Vezin, professeur d'agriculture du Loir-et-Cher, je reçus des envois me permettant de résoudre la question d'une façon définitive.

Le *Polygnotus minutus* est parasite de la larve de la Cécidomyie destructive (*Cecidomyia destructor* Say) et de la Cécidomyie de l'Avoine (*Cecidomyia avenæ* Marchal) et les embryons de ce parasite se trouvent exclusivement dans le sac gastrique au nombre de 10 à 12. Ils sont groupés de façon à former une seule masse ovoïde brassée par les contractions qui animent l'estomac, et mobile d'une extrémité à l'autre de l'organe (fig. 45). Nous verrons plus loin quelle est la structure de cette masse polyembryonnaire ; contentons-nous pour le moment de dire qu'elle représente un œuf unique et abordons l'histoire de cet Insecte et de son développement.

Insecte parfait.

Le *Polygnotus minutus* est un Proctotrypide dont la taille ne dépasse pas 1/2 millimètre ; il est de teinte noire, brillante, avec les tarses jaunes, pourvu de grandes ailes sans nervures qui dépassent longuement l'extrémité de l'abdomen en arrière. Les antennes implantées très en avant ont un fouet de neuf articles.

C'est au mois d'avril, au moment de l'éclosion de la première génération printanière de la Cécidomyie destructive, qu'apparaît ce parasite. Comme tous les Insectes de ce groupe ne vivent que très peu de jours à l'état parfait, ce fait nous indique déjà que le *Polygnotus minutus* doit s'attaquer à l'œuf ou à la larve toute jeune encore de la Cécidomyie. Pour bien comprendre comment et où doit se faire la ponte du parasite, il ne sera peut-être pas inutile de rappeler en quelques mots l'histoire des premiers stades évolutifs de l'hôte aux dépens duquel il se développe. On sait que les Cécidomyies

destructives pondent leurs œufs sur la face supérieure des feuilles du blé vert : ils ont la forme de petits bâtonnets orangés et ne mesurent pas plus de 0mm 2. Une petite larve que j'ai distinguée sous le nom *larve primaire* ou de *migration* éclot de cet œuf après quelques jours et émigre, sans se nourrir, en descendant d'abord le long de la feuille, puis entre la gaine foliaire et le chaume jusqu'au premier nœud qu'elle rencontre. Elle est désormais entièrement cachée et à l'abri des atteintes d'un parasite aussi minuscule que le *Polygnotus ;* elle se fixe alors, subit une mue (*larve secondaire ou d'accroissement*) et commence à se nourrir en suçant la sève de la plante, puis elle s'accroît ainsi, sans changer de place, jusqu'à ce qu'elle ait atteint sa taille définitive.

Quel est maintenant le moment que le *Polygnotus minutus* choisira pour déposer son œuf ? Ne m'étant pas trouvé dans une région contaminée par la Cécidomyie destructive, je n'ai pu observer la ponte du parasite dans les champs. Des expériences destinées à faire pondre en cage le *Polygnotus* seraient certainement réalisables ; il suffirait une année où les Cécidomyies sont abondamment parasitées par le *Polygnotus* de conserver les chaumes de l'été pendant tout l'hiver suivant, puis dès le mois de mars de les mettre sous une cage en rapport avec le blé vert qui aurait été préalablement semé dans une caisse en automne ; dans la même cage devraient être introduites au mois de mars des touffes de blé provenant du dehors et contaminées par la Cécidomyie. Dans de telles conditions, les Cécidomyies écloraient à la fin de mars ou au commencement d'avril et se mettraient à pondre sur le blé vert ; les *Polygnotus* écloraient en même temps et il serait alors facile d'observer dans quelles conditions ces derniers opèrent leur ponte. Malheureusement, en admettant encore que l'on soit dans une période d'années où la Cécidomyie destructive soit assez abondante pour faire parler d'elle, il n'est pas toujours facile de réunir à la fois pour le mois de mars des chaumes de la récolte précédente contenant des *Polygnotus* et des blés en herbe de l'hiver contaminés par la Cécidomyie.

Pour ma part, je n'ai pu jusqu'à présent arriver à réaliser l'expérience dont je viens de donner le plan. Une année j'avais des Cécidomyies en abondance et il m'était facile de les faire pondre sur le blé vert; mais les *Polygnotus* me manquaient au moment opportun. Une autre année l'inverse se produisait: des *Polygnotus* éclosaient en nombre des chaumes de l'année précédente; mais ils étaient réduits à parcourir en tous sens les feuilles du blé qui poussait dans leur cage, sans rencontrer ce qu'ils cherchaient; car il m'avait été impossible de me procurer des blés d'hiver envahis par les Cécidomyies pour obtenir une éclosion et une ponte de ces dernières au moment de l'apparition des parasites.

Bien que je n'aie pu observer *de visu* la ponte de l'Hyménoptère, je puis néanmoins avancer que le *Polygnotus minutus* pond son œuf soit dans l'œuf même de la Cécidomyie, soit dans la larve encore toute jeune et venant de sortir de l'œuf.

Les œufs du parasite au début de leur évolution se rencontrent en effet dans la première quinzaine d'avril, et c'est dans *la larve encore toute jeune de la Cécidomyie* (larve primaire ou larve de migration) qu'il faut les chercher. Les jeunes larves qui contiennent ces œufs fraîchement pondus ne se sont pas encore nourries; elles viennent d'abandonner les feuilles de blé sur lesquelles les œufs de la mère avaient été déposés et viennent d'opérer leur migration descendante entre le chaume et la gaine foliaire pour se fixer au-dessus du nœud où elles resteront pendant toute leur croissance.

Il n'est donc pas douteux que c'est, soit dans la toute jeune larve qui vient de sortir de l'œuf et qui est encore à découvert sur la feuille, soit dans l'œuf lui-même de la Cécidomyie que le *Polygnotus minutus* effectue sa ponte.

Œuf avant la ponte.

L'œuf retiré des ovaires de l'Insecte et prêt à être pondu (fig. 37) a une longueur de 0,007^{mm}; sa forme est celle d'une massue dont le manche plus court que la partie renflée est légèrement coudé à son

extrémité. Le pôle opposé au manche est surmonté d'un petit appendice ayant l'aspect d'une membranelle diaphane; j'ai retrouvé d'ailleurs le même appendice, qui me paraît correspondre au pôle micropylaire de l'œuf, chez un bon nombre d'autres Proctotrypides et j'ai pu constater chez le *Synopeas rhanis* qu'une production analogue, mais d'aspect gélatineux, était un débris persistant et dégénéré du follicule ovarien. La vésicule germinative ne se voit nettement qu'après une coloration de deux ou trois jours dans le picrocarmin: elle apparaît alors distinctement avec un contour délié et colorée en rose pâle. Le protoplasma est finement granuleux avec quelques groupes de gouttelettes réfringentes.

Développement.

Mes dernières recherches qui m'ont permis de découvrir les premiers stades ont porté sur des envois de Loir-et-Cher faits par l'intermédiaire de M. Vezin, professeur d'agriculture départemental ; ces envois ont été adressés d'une façon successive à des dates que j'avais fixées préalablement de façon à me permettre l'observation de toute la série des stades évolutifs.

Les œufs les plus jeunes que j'ai examinés ne devaient pas avoir plus de deux ou trois jours. Ces œufs qui sont encore au début de leur évolution se rencontrent, ainsi que je l'ai dit plus haut, dans la première quinzaine d'avril et dans les toutes jeunes larves de la Cécidomyie (larves primaires), n'ayant même pas commencé encore à se nourrir (fig. 36, *op.*).

L'œuf qui vient d'être pondu par le parasite se trouve toujours dans l'estomac de la larve de la Cécidomyie, et, comme il a à ce moment une grande réfringence et des contours très accentués, il est, malgré sa petite taille, très visible. C'est un spectacle curieux auquel on assiste, lorsque l'on observe au microscope une larve vivante de Cécidomyie ainsi parasitée, après l'avoir soumise à une légère compression : l'œuf du parasite se trouve brassé par les contractions de l'estomac, et est lancé comme une balle d'une extrémité à l'autre de

l'organe. On observe souvent deux, trois, exceptionnellement quatre œufs dans le même estomac (fig. 36, *op.*), mais tous ces œufs ne se développent pas, ou bien les larves qui sont ainsi parasitées d'une façon excessive finissent par mourir, de sorte que, par la suite, tout au moins d'une façon très générale, on ne trouvera plus qu'un seul œuf par sac gastrique de Cécidomyie.

Les œufs, après la ponte, ne conservent pas l'aspect claviforme qu'ils avaient dans les organes génitaux du parasite ; ils se gonflent de façon à prendre un aspect piriforme le pôle atténué correspondant au manche de la massue dans l'œuf ovarien. Cet aspect piriforme ne tarde pas même à se perdre et bientôt l'œuf devient ovoïde.

Au premier stade observé, on trouve à l'intérieur de l'œuf une dizaine de noyaux irrégulièrement distribués et semblables entre eux (fig. 38). Puis le nombre des noyaux se multiplie de façon à constituer une sorte de masse muriforme d'une vingtaine de noyaux (fig. 39). C'est alors que l'on voit ceux de ces éléments qui occupent la partie périphérique s'isoler de la masse centrale et prendre un volume notablement plus considérable que les autres (fig. 40, *na*). Ces noyaux différenciés ne prendront plus aucune part à la formation des tissus embryonnaires et représentent les noyaux amniotiques. Ils se multiplient peu et arrivent rapidement à leur nombre définitif qui est seulement de 12 à 15 ; ils augmentent par contre très vite dans leurs dimensions et finissent par acquérir un diamètre quatre ou cinq fois plus grand que celui des noyaux embryonnaires (fig. 42).

Ces derniers restent d'abord groupés en une masse centrale muriforme, ils se multiplient rapidement et autour d'eux les cellules s'individualisent. D'une façon très précoce, on voit alors cette masse muriforme centrale se fractionner de façon à donner 5 ou 6 boules cellulaires parfaitement sphériques étroitement pressées les unes contre les autres ; ces sphères sont creuses et leur cavité est limitée à l'extérieur par une seule rangée de cellules : elles représentent donc des blastulas typiques ; ces blastulas qui n'ont d'abord qu'un nombre de cellules minimum pour circonscrire une cavité presque virtuelle (fig. 41),

augmentent ensuite progressivement de taille par multiplication de leurs éléments et agrandissement de la cavité centrale, puis elles se fractionnent encore de façon à donner définitivement 10 à 12 blastulas (fig. 42, 43, 44). Il ne m'a pas été possible d'observer des blastulas en train de se fractionner ; mais on en voit assez souvent sur les préparations qui sont étirées en longueur et plus ou moins étranglées en leur milieu. Il est probable que cette division doit s'effectuer très rapidement et que les deux parties fractionnées reprennent instantanément l'état d'équilibre qui leur convient et qui est représenté par la forme sphérique creuse.

Pendant que ces phénomènes se produisent, le volume total de l'œuf augmente beaucoup et au microscope il apparaît dans l'estomac de la larve de Cécidomyie sous la forme d'une balle volumineuse, lancée de côtés et d'autres par les contractions de l'organe digestif. Cette balle présente du reste une grande souplesse et elle se déforme sous l'influence des contractions de l'estomac, tantôt s'étirant en longueur, tantôt reprenant sa forme ovoïde, suivant qu'elle occupe une partie contractée ou une partie dilatée du sac gastrique, et l'on voit en même temps les blastulas changer de forme et se déplacer les unes par rapport aux autres dans l'intérieur de l'œuf polyembryonnaire.

A ce stade, le chorion de l'œuf se gonfle, une couche de liquide albumineux se dépose entre lui et la masse protoplasmique de l'œuf (fig. 44), et dans l'intérieur de celle-ci les granulations graisseuses, qui n'existaient qu'en petit nombre aux stades plus précoces, se déposent en abondance et se groupent de façon à constituer des traînées et des taches noires sur les préparations traitées par l'acide osmique. Ces dépôts graisseux sont d'ailleurs tout à fait comparables à ceux qui se rencontrent dans le cordon de l'Encyrtus. Le développement de chaque blastula se poursuit de la façon suivante : Les cellules se multiplient sur la plus grande partie de son étendue, de façon à constituer une couche à plusieurs rangées cellulaires ; celle-ci présente sa plus grande épaisseur suivant une bande équatoriale correspondant à la bande germinative.

Le germe se trouve donc circonscrit par cette dernière sur la plus grande partie de sa périphérie, et il en résulte que l'extrémité céphalique se trouve très voisine de l'extrémité caudale (fig. 46). Entre ces deux extrémités ainsi rapprochées se trouve une région dorsale réduite et en forme de hile où l'épithélium reste simple, et c'est à ce niveau, qui correspond à un pôle dorsal de l'œuf, que se creuse une profonde invagination donnant l'endoderme. Il est à noter que la partie qui s'invagine ainsi correspond exactement à la séreuse dorsale des Insectes pourvus d'un vitellus, et cette assimilation est encore plus frappante, si l'on prend comme type de comparaison un Insecte dont les replis amniotiques sont absents ou rudimentaires, comme cela se présente par exemple chez de nombreux Diptères (1) : il suffit alors de supprimer par la pensée le vitellus et de supposer la séreuse dorsale s'invaginant à l'intérieur de l'embryon pour obtenir le processus qui se réalise chez les Platygasters. Ce processus d'invagination qui serait entièrement assimilable à celui d'une gastrula, si le mésoderme n'était déjà ébauché, s'effectue avec une grande rapidité ; au moment où il s'accomplit, ou peu de temps avant, les cellules qui prennent part à l'invagination se différencient en augmentant de hauteur et présentent l'aspect habituel des cellules endodermiques. L'orifice de l'invagination se ferme ensuite graduellement d'avant en arrière par rapprochement graduel de ses bords et une vésicule formant l'entéron se trouve ainsi incluse à l'intérieur de l'embryon. En dessus, l'épithélium dorsal formé de cellules aplaties rétablit sa continuité ; mais, pendant longtemps, on constate en un point l'adhérence de l'entéron à cette paroi.

Les stades qui correspondent à ces phénomènes sont très transitoires et il faut avoir à sa disposition un abondant matériel et de nombreuses préparations pour les observer : c'est ce qui explique que, chez les Proctotrypides, les auteurs (Ganin (1869), Kulagin (1898), etc.) considèrent toujours les trois feuillets comme formés par délamina-

[1] Notamment *Melophagus ovinus* (Pratt, The embryonic history of imaginal discs in *Melophagus ovinus*. *Proc. Boston Soc. of Nat. Hist.* xxix, 1900 pl. II, fig. 9 et 10).

tion. Il est en effet certain que, si le stade correspondant à la formation de l'invagination a été omis, l'illusion est complète et il semble alors impossible d'interpréter les faits autrement que par une délamination. Moi-même (**1897**, **1899**), je m'étais rangé d'abord à cette opinion; mais j'ai depuis reconnu chez divers Proctotrypides et notamment chez le *Synopeas rhanis*, chez le *Trichacis remulus* et chez un *Polygnotus* à développement monoembryonnaire *(P. niger?)* que l'entéron se formait de la façon qui vient d'être exposée, c'est-à-dire aux dépens d'une invagination dorsale. Si je n'avais eu que le *Polygnotus minutus* à ma disposition je n'oserais pas avancer les faits qui précèdent ; car les embryons de ce parasite sont de taille si petite et leur développement se poursuit d'une façon si rapide, que les rapports des éléments histologiques qui les composent sont souvent difficiles à saisir; aussi constituent-ils d'assez mauvais sujets d'étude pour le phénomène en question : néanmoins, en comparant les préparations obtenues avec celles que j'ai faites d'autre part pour le *Synopeas rhanis*, le *Trichacis remulus*, et un autre *Polygnotus*, préparations que je considère comme entièrement démonstratives, il ne me semble pas possible de douter que le *Polygnotus minutus* se comporte d'une façon semblable à ces Insectes qui appartiennent comme lui d'ailleurs à l'ancien genre Platygaster.

Ce mode de formation de l'endoderme par une invagination dorsale s'écarte tellement de ceux que l'on connaît jusqu'ici chez les Arthropodes qu'il surprend au premier abord et que l'on se demande pourquoi un processus aussi exceptionnel intervient chez les Platygasters. Il me semble néanmoins s'expliquer assez naturellement, si l'on réfléchit qu'il est précédé par un stade de blastula véritable ne contenant pas à son intérieur de vitellus ni de cellules vitellines. Les cellules vitellines qui constituent l'endoderme primitif chez les autres Insectes venant à manquer chez les Platygasters, il faut que cet endoderme se constitue d'une autre façon et, comme on a pour point de départ une blastula, il est naturel que celle-ci subisse un processus d'invagination pour lui donner naissance. Peut-être même

faut-il considérer ce processus comme un retour chez les Hyménoptères parasites à un état plus ancestral que celui qui existe chez les autres Insectes. Chez ceux-ci, en effet, la marche du développement s'est trouvée profondément modifiée par une grande accumulation de vitellus nutritif dans l'œuf, et l'endoderme, au lieu de former l'intestin moyen comme chez la plupart des animaux, s'est adapté à la digestion du vitellus nutritif : ces Insectes, à la fin de la segmentation, ont un ectoderme et un endoderme déjà formés et, à partir de ce moment, le stade correspondant à la gastrula se trouve en quelque sorte déjà réalisé sans qu'aucune invagination ait eu besoin de se produire pour lui donner naissance. Chez les Platygasters, au contraire, par suite du transport de toutes les cellules à la périphérie, sans qu'il reste de cellules centrales, il ne reste rien pour constituer l'endoderme et celui-ci doit se former par une invagination, comme cela se produit habituellement lorsque les animaux passent par le stade blastula. Cette grande invagination donnant l'intestin moyen rappelle évidemment de très près une invagination gastrulienne : son orifice se fermant graduellement se comporte entièrement comme un blastopore. Tout en constatant la justesse de cette assimilation, si l'on se place au point de vue mécanique, on hésitera toutefois à désigner sous le nom de gastrula ce stade embryonnaire, si l'on envisage les faits au point de vue morphologique ; car on aura alors à prendre en considération ce fait que, au moment où l'invagination de l'intestin moyen se constitue, le mésoderme a déjà pris naissance, et que la forme du corps de l'embryon a même déjà commencé à s'ébaucher.

En même temps que se produisent les phénomènes précédemment exposés, une grande invagination stomodéale (*st*) se creuse au pôle antérieur et va à la rencontre de l'entéron avec lequel elle se fusionne.

Au stade qui vient d'être décrit l'embryon pourrait être considéré comme enroulé en boule sur lui-même et cambré, en quelque sorte, de façon à amener, par renversement en arrière, son extrémité céphalique en rapport avec son extrémité postérieure.

Maintenant, il se déroule progressivement par suite du redressement et de l'allongement de la paroi dorsale correspondant à la concavité du hile et prend une forme allongée comparable à celle d'un biscuit (fig. 47). La paroi dorsale correspondant à l'emplacement du hile reste mince dans sa plus grande étendue ; pourtant l'épaississement ventral contourne l'extrémité postérieure et empiète sur la face dorsale : c'est à ce niveau que se forme l'invagination proctodéale (*pr.* fig. 49). De chaque côté de la bouche se développent d'une façon très précoce deux grands crochets mandibulaires incurvés, qui, par leurs bases, font une légère saillie de chaque côté de la région céphalique et finalement la larve primaire du *Polygnotus minutus* telle que la représentent les figures 47, 48, 49 se trouve constituée.

A ce moment l'œuf a atteint un volume énorme, et forme une sorte de sac qui occupe une place considérable à l'intérieur de l'estomac de la larve de la Cécidomyie. Les embryons, ou plus exactement les larves primaires, sont plongées dans une masse protoplasmique commune tout à fait comparable à celle au milieu de laquelle sont plongés les embryons de l'Encyrtus et qui représente le protoplasma de l'amnios des autres Hyménoptères parasites, avec cette différence que, dans les deux cas de développement polyembryonnaire, l'amnios ne s'individualise pas en une membrane périphérique, mais constitue une masse nutritive (trophamnios) dans laquelle se trouvent noyés les embryons. Chez le *Polygnotus minutus* pourtant cette masse est notablement plus dense à la périphérie, et c'est dans cette couche externe épaissie que se trouvent les noyaux, de sorte que l'on se trouve en présence d'une structure qui rappelle de très près les amnios des autres Hyménoptères parasites.

Les noyaux amniotiques persistent d'ailleurs toujours et se présentent sous la forme de disques géants se colorant en rose par le carmin d'une façon très vive, et beaucoup plus rapidement que les embryons qui prennent une teinte jaune rougeâtre (fig. 47). Ces noyaux amniotiques ont une taille égale à celle de toute la partie

céphalique d'un embryon, et sont encore au nombre de 12 à 15 : leur nombre par conséquent n'a pas augmenté.

La masse qui entoure les larves devient de plus en plus diffluente. la couche externe qui la circonscrit finit par céder ou se désagréger. et, sous l'influence des contractions énergiques de l'estomac qui l'étirent et le déforment dans tous les sens. tout le complexe se dissocie et les larves parasites sont mises en liberté dans la cavité gastrique de la larve de Cécidomyie.

Elles se nourrissent alors sans doute encore pendant quelque temps aux dépens de cette masse nutritive ; mais elles ne tardent pas. en tout cas, à rompre la paroi de l'estomac et à passer dans les autres tissus qu'elles se mettent à dévorer.

Vers le 20 juin, presque toutes les larves du *Polygnotus minutus* passent à leur deuxième forme larvaire. Celle-ci répond au type connu, décrit par Ganin pour d'autres Platygasters : j'ai observé cette seconde forme larvaire encore en partie entourée par la cuticule de la première forme larvaire ; il n'y a donc pas d'erreur possible au sujet de son identification. On trouve souvent d'ailleurs dans la même larve de Cécidomyie un ou plusieurs individus de la première forme associés à d'autres de la deuxième.

Cette larve de forme ovoïde est caractérisée par ses deux grosses glandes salivaires à contours réfringents et très accentués qui sont placées de chaque côté du sac gastrique et qui descendent jusque vers l'extrémité postérieure du corps. La bouche transversale est limitée à sa partie supérieure par une masse charnue qui se continue avec la partie supérieure du stomodæum et sur cette masse agissent des muscles très développés qui rayonnent en éventail sur la partie céphalique de la larve ; grâce à ces muscles, la masse charnue se meut comme un piston dont les mouvements augmentent ou diminuent la cavité stomodéale de façon à permettre une succion énergique. Au repos, le stomodæum est entièrement fermé par application de la paroi supérieure sur la paroi inférieure. Sur les côtés se trouvent deux crochets mandibulaires qui sont de très petite taille ;

notablement au-dessous, se trouve sur la ligne médiane un petit orifice impair en forme de fente transversale et qui est l'orifice commun des deux glandes salivaires.

En mettant cette larve dans le sérum artificiel, sous le microscope, on voit toute la partie pharyngienne animée de très forts mouvements de va-et-vient provoqués par les contractions du muscle en éventail. Cette forme larvaire se complète graduellement par suite de la différenciation des organes. Les lignes musculaires ventrales et obliques qui traduisent la métamérisation sont nettement indiquées; la chaîne nerveuse apparaît sous la forme de deux cordons parallèles, assez écartés l'un de l'autre et présentant autant de renflements ganglionnaires que de segments. De chaque côté du corps, court un tronc trachéen relié en avant à son congénère du côté opposé par une arcade dorsale passant derrière le cerveau. Le long de ce tronc trachéen s'échelonnent les ébauches des stigmates qui sont seulement au nombre de cinq ; le troisième est caractérisé par ses dimensions bien supérieures à celles des autres et par sa forme discoïdale ; il est en outre fermé, et si ce n'était la place qu'il occupe, on pourrait le prendre pour un organe d'une autre nature.

Enfin une segmentation du corps très nette apparaît sur la face ventrale ; elle est moins apparente sur la face dorsale et il faut avoir recours aux indications données par la disposition des muscles pour la saisir.

On peut compter douze segments sans les segments céphaliques.

Le premier segment thoracique ne paraît exister que du côté dorsal et se réduire à une ligne du côté ventral ; aussi peut-il passer facilement inaperçu.

Le deuxième segment porte latéralement et tout à fait à sa limite antérieure le premier stigmate qui semble ainsi appartenir au premier segment.

Le troisième segment thoracique porte le deuxième stigmate, et c'est le premier segment abdominal (futur segment médiaire) qui porte le grand stigmate discoïde et de structure aberrante.

La taille anormale de ce dernier s'explique par l'importance qu'il prend chez l'adulte.

On trouvera une figure représentant cette larve dans mon mémoire sur les Cécidomyies des céréales (**1897**) (pl. VIII, fig. 50).

Lorsque ces parasites ont atteint leur taille définitive et se préparent à la nymphose, ils occupent toute la cavité du corps de la larve de Cécidomyie qui a atteint un volume plutôt supérieur à la normale et dont il ne reste plus que l'enveloppe tégumentaire.

Cette larve ainsi bourrée de parasites se trouve d'ailleurs elle-même logée, comme toutes les larves de Cécidomyie destructive normales qui ont terminé leur croissance, à l'intérieur d'un puparium dur et d'un brun foncé comparable pour l'aspect, la forme et la couleur à une graine de lin. La peau de la larve de Cécidomyie, ou d'une façon plus exacte sa cuticule, est distendue par les parasites qu'elle contient et chacun de ceux-ci repousse la surface en y laissant son empreinte, de sorte que tout l'ensemble se trouve partagé en autant de petites masses ovoïdes secondaires qui ressemblent à des petits cocons (fig. 50). Mais il est facile de s'apercevoir que l'on est en présence de la cuticule de l'hôte primitif sur laquelle on peut encore retrouver la spatule sternale caractéristique *(sp)*. Dans chacune des petites loges ainsi formées se trouve un parasite et d'un seul puparium parasité on voit sortir en juillet de dix à treize *Polygnotus minutus*. Toutefois, si, pour une raison, ou pour une autre, la larve de Cécidomyie n'atteint pas tout son développement, le nombre des parasites sortant d'un même puparium peut être moindre et varier de quatre à huit individus. Ce cas est fréquent lorsque les larves de Cécidomyie sont nombreuses sur un même chaume et qu'elles ont été alimentées d'une façon insuffisante.

Détermination du sexe chez le *Polygnotus minutus*

Comme pour l'*Encyrtus fuscicollis,* les individus éclos d'une même larve parasitée appartiennent le plus souvent à un sexe unique.

J'ai examiné à ce point de vue les parasites sortis de seize larves

de Cécidomyie, soit en isolant ces larves avant l'éclosion des parasites et en attendant l'éclosion de ces derniers, soit en examinant le contenu des larves peu de temps avant l'éclosion et j'ai obtenu les résultats suivants [1]:

N° 1.	6	individus.	Tous ♀
N° 2.	3	»	Tous ♀
N° 3.	13	»	Tous ♀
N° 4.	10	»	Tous ♂
N° 5.	6	»	Tous ♂
N° 6.	4	»	Tous ♂
N° 7.	9	»	Tous ♂
N° 8.	6	»	Tous ♀
N° 9.	7	»	Tous ♀
N° 10.	8	»	Tous ♀
N° 11.	8	»	Tous ♀
N° 12.	7	»	Tous ♀
N° 13.	3	»	Tous ♂
N° 14.	4	»	Tous ♂
N° 15.	4	»	3 ♀ et 1 ♂
N° 16.	6	»	3 ♀ et 3 ♂.

Donc sur 16 cas nous en avons 14 présentant exclusivement un sexe, et ce fait acquiert une signification encore plus marquée si l'on considère des cas tels que le n° 3 comportant jusqu'à 13 individus tous ♀, ou bien encore le n° 4 comportant 10 individus tous ♂.

L'interprétation de ces faits est évidemment la même que pour l'Encyrtus et l'on doit admettre que l'œuf unique d'où doit naître la lignée de parasites qui se trouve dans une larve de Cécidomyie est déterminé comme mâle ou comme femelle. La présence de mâles et de femelles pour les n° 15 et 16 s'explique vraisemblablement par

[1] Le nombre des individus sortis d'un même puparium est en général, dans la liste qui suit, inférieur à la normale. Cela tient sans doute à ce que beaucoup de larves de Cécidomyies, trop nombreuses sur une même tige, n'avaient pu atteindre toute leur taille, et à l'avortement d'une partie des parasites.

le développement simultané de deux œufs dans la même larve. Nous avons vu en effet qu'il n'est pas rare de trouver plusieurs œufs de *Polygnotus* dans l'estomac d'une larve de Cécidomyie ; mais en général un seul d'entre eux achève son développement polyembryonnaire.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LA POLYEMBRYONIE

Rapports existant entre la polyembryonie spécifique des Hyménoptères et la polyembryonie expérimentale.

Il existe une analogie très grande entre la polyembryonie spécifique ou germinogonie et la polyembryonie expérimentale que l'on peut obtenir avec les œufs de différents animaux (Echinodermes, Poissons, Amphibiens), en isolant artificiellement les blastomères de ces œufs (blastotomie), chaque blastomère ou chaque groupe de blastomères isolé, reconstituant à lui seul un embryon. Dans les deux cas, l'œuf présente un parfait isotropisme, c'est-à-dire que chacune de ses parties contient le patrimoine héréditaire complet capable d'aboutir à la formation d'un individu conforme au type spécifique. Mais dans la blastotomie expérimentale cette faculté reproductrice se trouve le plus souvent très limitée par suite de l'insuffisance des matériaux nutritifs nécessaires pour conduire jusqu'au bout le processus : les individus produits. étant dans ces conditions forcément plus petits que les individus normaux, il en résulte qu'il y a pour la blastotomie expérimentale un minimum de taille imposé pour les segments résultant du morcellement de l'œuf, minimum au-dessous duquel le processus conduisant à la multiplication de l'individu cesse de se réaliser ou se réalise d'une façon imparfaite. Par exemple, pour conduire un Oursin jusqu'au stade pluteus, il faudra un blastomère ayant au moins la taille de ceux du stade 2 ou 4 ; un blastomère du stade 8 donnerait seulement une gastrula commençant à se transformer en pluteus : et un blastomère du stade 32 ne dépas-

serait pas la forme blastula (Driesch). Ce qui manque à ces blastomères pour pouvoir conduire l'individu jusqu'à son développement complet, ce n'est pas la faculté de reproduire la forme spécifique, mais ce sont les réserves nutritives leur permettant d'évoluer jusqu'au degré d'organisation qui les rendrait capables d'emprunter leur nourriture au milieu extérieur.

Au contraire, dans la polyembryonie naturelle des Hyménoptères parasites, la question de taille minima ne se pose pour ainsi dire pas, et l'œuf du parasite a à sa disposition dans les liquides organiques de l'hôte où il se trouve placé tous les éléments nécessaires pour permettre l'évolution complète des différentes parties résultant de la dissociation de l'œuf ; aussi cette dissociation peut-elle être poussée à l'extrême et aboutir à la formation de plus d'une centaine d'individus tous parfaitement constitués.

Mais existe-t-il des causes déterminantes capables d'expliquer l'apparition de cette polyembryonie naturelle ? C'est ce qu'il convient maintenant d'examiner.

Causes déterminantes ou adjuvantes de la polyembryonie spécifique des Hyménoptères parasites.

Pour arriver à des conclusions certaines à ce sujet il serait évidemment désirable d'avoir des données plus nombreuses que celles qui sont actuellement à notre disposition et qui se trouvent seulement représentées par les développements de l'*Encyrtus* (*Ageniaspis fuscicollis*) et du *Polygnotus minutus*. Elles me paraissent cependant suffisantes pour fournir des bases sérieuses à une explication rationnelle de la polyembryonie.

Deux conditions premières sont nécessaires pour permettre à la polyembryonie spécifique de prendre naissance.

Il faut d'abord une réserve presque inépuisable de matériaux nutritifs à proximité immédiate de l'œuf en voie de développement ; il faut ensuite une adaptation de ce dernier lui permettant de les utiliser au fur et à mesure de ses besoins.

Nous trouverons la première de ces conditions réalisée chez tous les Hyménoptères parasites. La seconde l'est à un degré plus ou moins grand chez un bon nombre de Proctotrypides et sans doute aussi chez divers Chalcidiens ayant un vitellus nul ou insuffisant. Elle se manifeste souvent par une grande ténuité ou même par la disparition du chorion qui sépare l'œuf parasite du milieu organique appartenant à l'hôte parasité ; elle se manifeste aussi par l'apparition précoce de formations spéciales (trophamnios) jouant un peu le rôle de placentas et mettant le parasite en rapport avec le milieu nutritif fourni par l'hôte aux dépens duquel il évolue.

Il est bien évident que ces deux conditions nécessaires pour la réalisation de la polyembryonie sont insuffisantes ; la première (abondance des réserves nutritives) est en effet commune à tous les Hyménoptères parasites, et la seconde, ainsi que nous l'avons déjà indiqué dans des notes précédentes et que nous l'exposerons dans un mémoire ultérieur, se rencontre chez un bon nombre d'Hyménoptères parasites privés de vitellus qui ont un développement monoembryonnaire.

D'autres conditions, se rencontrant spécialement chez les *Ageniaspis* et le *Polygnotus minutus*, doivent donc présider à la manifestation de la polyembryonie. C'est surtout chez le *Polygnotus minutus* que nous rencontrerons pour le développement de l'œuf des conditions tout à fait particulières et pour ainsi dire exceptionnelles qui me paraissent rendre exactement compte de l'apparition du phénomène car ces conditions sont les mêmes que celles que l'on a réalisées dans la blastotomie expérimentale.

Chez tous les Hyménoptères parasites qui avaient été étudiés jusqu'ici, l'œuf est en effet pondu dans une cavité close (cavité générale) ou dans l'épaisseur d'un viscère de l'hôte de sorte que le milieu nutritif avec lequel il reste en rapport est le sang de l'animal aux dépens duquel il évolue. Au contraire, pour le *Polygnotus minutus*, l'œuf est toujours pondu dans le sac gastrique de l'hôte (larve de Cécidomyie prise à l'éclosion et ne s'étant pas encore nourrie) et il

en résulte que, lorsque la jeune larve de Cécidomyie parasitée va commencer à se nourrir en remplissant son sac gastrique de la sève du blé (voir pages 301-302), l'œuf va se trouver brusquement plongé dans un milieu ayant des propriétés osmotiques différentes de celui dans lequel il se trouvait. Or la production de changements brusques portant sur la pression osmotique constitue précisément l'un des meilleurs procédés à employer pour déterminer la séparation des blastomères et leur évolution en individus distincts, ainsi que l'ont surtout montré les expériences de Loeb (1894) sur les œufs d'Oursins et celles de Bataillon (1900, 1900 a) sur les œufs de Lamproie (blastotomie et polyembryonie expérimentales).

Voilà donc chez le *Polygnotus minutus* une condition qui se trouve réalisée et qui peut être considérée comme parfaitement suffisante pour expliquer la polyembryonie.

Mais il y a plus encore, et nous trouvons, pour le développement de l'œuf du même *Polygnotus*, une autre condition particulière qui répond précisément au deuxième procédé par lequel on peut obtenir la blastotomie expérimentale, c'est-à-dire le secouage. Nous avons en effet insisté sur le curieux spectacle que présente une larve de *Cecidomyia destructor* vivante contenant à l'intérieur de son estomac un ou plusieurs œufs de *Polygnotus minutus*, lorsqu'on l'examine par transparence au microscope : l'œuf du parasite est lancé comme une balle d'un bout à l'autre de l'estomac, et il s'étrangle et se déforme suivant les contractions de ce dernier. N'y a-t-il pas là une analogie frappante avec le mécanisme par lequel Driesch (1892) obtient la dissociation des blastomères dans les œufs d'Oursins, lorsqu'il secoue ces œufs dans l'eau de mer ; et encore avec le phénomène qui, d'après Chun[1], se réaliserait occasionnellement dans la nature lorsque les œufs des Cténophores sont secoués et ballottés par les flots au moment des tempêtes? Il est donc rationnel d'admettre que, si les variations de pression osmotique dans l'œuf doivent constituer la cause déterminante de la polyembryonie chez le *Polygnotus*

[1] Cité par Le Dantec (1903) p. 454.

minutus, le secouage de l'œuf dans le sac gastrique doit au moins constituer une condition adjuvante très favorable à la production du phénomène.

Si la polyembryonie semble s'expliquer sans difficulté et presque d'une façon surabondante pour le *Polygnotus minutus,* ses causes déterminantes n'apparaissent pas immédiatement avec la même évidence dans le cas de l'*Encyrtus fuscicollis.* Ici encore, nous pouvons cependant noter une modification très importante survenant dans le milieu où l'œuf du parasite est plongé et la polyembryonie se manifestant précisément au moment où ce changement se produit.

C'est en effet dans un milieu très concentré et formé par l'œuf même de l'hôte (Papillon du genre Hyponomeute) que l'œuf du parasite est pondu, et c'est dans la cavité générale de la petite chenille embryonnaire qu'on le rencontre; puis cette petite chenille éclot dans le courant de l'été et passe la fin de l'été, l'automne et tout l'hiver sans se nourrir et sans s'accroître; on peut donc admettre que ses liquides internes ayant déjà à l'éclosion la même concentration que ceux de l'œuf ont encore subi pendant toute cette période de repos un certain degré de déshydratation. Ce n'est qu'au printemps qu'elle sort de l'abri qui lui a été fourni par la couche externe et indurée de la ponte du Papillon et sous lequel elle a passé tout l'hiver en compagnie des autres chenilles issues de la même ponte : c'est alors seulement et tout d'un coup que la petite chenille, après avoir gagné les bourgeons, remplit son grand sac gastrique de la sève des arbres sur lesquels elle vit. Or, c'est précisément à ce moment que l'œuf du parasite commence à présenter son énorme développement et que le phénomène de la polyembryonie se déclare. On peut donc admettre que cette dernière est causée par le passage du liquide sanguin de l'hôte d'un état relativement concentré à un état plus dilué.

On pourra objecter que l'*Encyrtus fuscicollis* n'est pas le seul Insecte parasite qui ponde son œuf dans l'œuf même de l'hôte aux dépens duquel il vit, sans déterminer la mort de cet œuf et sans arrêter son évolution. Il résulte en effet de mes propres recherches

que chez les Proctotrypides des exemples semblables ne sont pas rares. L'Encyrtus est toutefois le seul Hyménoptère parasite que j'aie encore rencontré, présentant un stade d'arrêt frappant l'œuf parasite au début de son développement, et il est à noter que ce stade est fort long et se prolonge pendant tout l'automne et tout l'hiver. N'est-il pas naturel de penser que cet arrêt de développement est causé par un léger degré d'anhydrobiose, et que l'hydratation du sang qui succède au printemps à cet état est la cause déterminante de la polyembryonie ?

Il résulte donc de tout ce qui précède que la polyembryonie des Hyménoptères parasites trouve, suivant toute vraisemblance, sa principale explication dans les causes actuelles qui interviennent dans la blastotomie et la polyembryonie expérimentales. Le caractère d'évidence avec lequel se présentera à l'esprit cette interprétation sera plus frappant encore, si l'on réfléchit que les deux types à développement polyembryonnaire connus appartiennent à deux familles différentes d'Hyménoptères parasites (Chalcidiens et Proctotrypides), et que tous les autres représentants de ces familles étudiés jusqu'ici au point de vue de leur cycle évolutif ont un développement monoembryonnaire. Bien plus encore, non seulement la polyembryonie n'est pas un caractère propre à toute une famille, mais, au moins dans un des deux cas connus, elle ne constitue pas même un caractère générique; car j'ai étudié d'autres *Polygnotus* et j'ai constaté que chez eux l'œuf était comme chez tous les autres Hyménoptères parasites en rapport direct avec le sang de l'hôte et que, n'étant pas soumis aux variations de milieu qui interviennent dans le cas du *Polygnotus minutus*, il présente un développement monoembryonnaire. Ce seul fait que, dans un même genre (qui le plus souvent même est considéré comme un sous-genre du genre Platygaster), on trouve réalisés côte à côte les deux modes de développement, me paraît rendre tout à fait inadmissible toute explication qui n'attribuerait pas aux mêmes causes actuelles qui interviennent dans la blastotomie expérimentale, un déterminisme prépondérant dans la

production de la polyembryonie naturelle et spécifique des Hyménoptères.

Je crois donc pouvoir conclure que les causes déterminantes sont les mêmes dans les trois ordres de polyembryonie connus, c'est-à-dire dans la *polyembryonie expérimentale,* dans la *polyembryonie accidentelle* ou *tératologique* (jumeaux vrais, monstres doubles), et dans la *polyembryonie spécifique* (*Polygnotus minutus* et *Ageniaspis fuscicollis*), et que la principale de ces causes est celle dont Bataillon a surtout démontré l'action déterminante dans les deux premiers ordres de polyembryonie, c'est-à-dire le changement dans la pression osmotique au début de la segmentation.

Rapports existant entre la polyembryonie spécifique des Hyménoptères et les autres modes de reproduction agame.

La reproduction agame ou *agamogenèse*[1] peut se manifester chez les Insectes à différents stades de l'ontogenèse. La *polyembryonie spécifique* des Hyménoptères constitue le terme correspondant au stade le plus précoce. Vient ensuite la *pédogenèse* (*progenèse parthénogénétique*) qui consiste dans la propriété que possèdent certaines larves de produire à l'intérieur de leur corps de nouvelles larves (Cécidomyie, appartenant au genre *Miastor,* certaines espèces de Chironomides); enfin, l'un des derniers termes se trouve être marqué par l'agamogenèse des Pucerons chez lesquels des individus arrivés au terme de leur évolution produisent à l'intérieur de leurs ovaires de nouveaux individus (*parthénogenèse cyclique régulière*).

La distance qui sépare la germinogonie de la pédogenèse est très

[1] Nous prenons ces termes dans leur acception étymologique la plus large possible en les opposant à la gamogenèse. Ils correspondent à la monogonie de Hæckel et offrent l'avantage de ne préjuger qu'une chose, l'absence de la fécondation résultant de la fusion de deux gamètes. Au contraire, les termes de reproduction asexuée et de reproduction sexuée soulèvent des discussions sans fin ; car on peut dire que les individus parthénogénétiques sont sexués et que leur reproduction est sexuée, mais avec un seul gamète (Giard), tandis que d'autres (Le Dantec) soutiennent (à tort à mon sens) que ces individus n'ont même pas la signification de femelles. Ces termes de reproduction agame ou d'agamogenèse n'ont d'ailleurs pour but que de faciliter l'exposition des faits et n'impliquent nullement la communauté de nature des phénomènes qui se trouvent groupés sous ces désignations.

grande et est représentée par la succession de toutes les phases du développement embryonnaire et de l'évolution larvaire. Si, chez les Insectes, nous ne trouvons aucun mode de reproduction intermédiaire entre ces deux processus, nous pouvons toutefois trouver dans le règne animal des exemples de reproduction agame intervenant à des stades plus ou moins précoces du développement embryonnaire.

Chez les Bryozoaires gymnolémidés appartenant au sous-ordre des Cyclostomidés on rencontre un bourgeonnement ayant lieu dans l'œuf au début même du développement. Chez ces animaux, ainsi que l'ont établi les recherches de Harmer (1893), l'œuf se segmente habituellement de façon à donner une masse morulaire ou embryon primitif qui émet des prolongements digitiformes séparant par bourgeonnement à leur extrémité des embryons secondaires; or, dans le genre *Lichenopora* (Harmer 1895 et 1896), ce bourgeonnement est remplacé, dès le début, par la dissociation de l'embryon primitif lui-même, en un grand nombre d'embryons secondaires; nous avons donc ici un phénomène très comparable à celui que nous avons rencontré chez les Hyménoptères parasites. Il est à noter toutefois que les embryons secondaires ainsi formés présentent déjà une indication des feuillets embryonnaires (*planula*), tandis que les morules de l'Encyrtus ou les blastules du *Polygnotus minutus* ne présentent aucune différenciation apparente.

Chez les Bryozoaires phylactolémidés (*Lophopus, Cristatella*), nous trouvons aussi un bourgeonnement dans l'œuf, mais s'effectuant à une période bien plus tardive, et, c'est seulement lorsque l'embryon ayant déjà deux feuillets ectodermique et mésodermique nettement différenciés, va se transformer en larve libre, qu'il bourgeonne à son pôle aboral plusieurs polypides.

Chez les Vers, Kleinenberg (1879) a fait connaître le cas curieux du *Lumbricus trapezoïdes*, dont l'œuf se développe en deux embryons; ici la multiplication se fait par une sorte de bourgeonnement interne intervenant au stade gastrula, alors que la différenciation des feuillets s'est déjà effectuée.

Chez les Tuniciers, les *Diplosoma* offrent un cas curieux de bourgeonnement précoce de l'embryon qui donne l'illusion de la formation simultanée de deux embryons dans le même œuf; mais, en réalité, il s'agit du bourgeonnement interne d'un embryon déjà différencié (Salensky, Caullery, Pizon, Perrier). Chez les *Pyrosoma* le bourgeonnement a lieu également dans l'œuf, mais d'une façon plus tardive et c'est seulement lorsque l'embryon est organisé qu'il émet un stolon ventral se segmentant ensuite transversalement en quatre bourgeons évoluant chacun en un nouvel individu (Huxley, Kovalevsky).

Il convient de noter le caractère purement arbitraire que présenterait toute ligne de démarcation que l'on voudrait établir entre les cas d'agamogenèse ayant lieu dans l'œuf, comme ceux qui précèdent, et les cas d'agamogenèse ayant lieu après que l'être est sorti de l'œuf pour mener une vie indépendante comme cela se présente d'une façon si fréquente, notamment chez les Cœlentérés, les Orthonectides, les Plathelminthes et les Tuniciers.

On passe insensiblement de l'une des catégories à l'autre et il est à peine utile de faire remarquer que, suivant les types considérés, un cas d'agamogenèse ayant lieu dans l'œuf pourra très bien correspondre à un stade évolutif plus avancé qu'un autre cas d'agamogenèse se produisant après l'éclosion.

La série des phénomènes quiprécèdent semble donc établir un lien continu reliant la polyembryonie spécifique des Hyménoptères aux cas de reproduction agame se réalisant aux stades avancés de l'ontogenèse. De plus, il ne semble pas impossible de décomposer cette série en deux lignes parrallèles tout à fait distinctes, dont l'une commençant par la scission embryonnaire de *Lichenopora* correspondrait au bourgeonnement externe et l'autre commençant par la polyembryonie des Hyménoptères correspondrait à l'agamogenèse interne[1].

[1] La gamogenèse elle-même peut être considérée comme dérivée de cette deuxième série par localisation et différenciation de bourgeons unicellulaires en deux sortes de gamètes. Au sujet du passage de la génération asexuelle à la génération sexuelle, voir : Giard, *Exposé des titres et travaux scientifiques*, page 181.

Nous aurions ainsi, en choisissant quelques-uns des exemples les plus typiques de ces deux séries parallèles, le tableau suivant, tableau qui ne peut d'ailleurs être donné que comme une tentative de sériation pour les phénomènes agamogénétiques.

AGAMOGENÈSE

Externe[1]	**Interne**	
Scission embryonnaire de *Lichenopora* (Bryozoaires)	Polyembryonie spécifique des Hyménoptères parasites	
Bourgeonnement précoce de divers Bryozoaires (*Lophopus*, *Cristatella*); de *Lumbricus trapezoides*; de divers Acalèphes (*Chrysaora*[2], *Aurelia*); des Pyrosomes.	Agamogenèse des Orthonectides. » des Dicyémides. » des Trématodes.	
	Pédogenèse des larves de certaines Cécidomyies (*Miastor*).	
Bourgeonnement à générations alternantes des Thaliés et en particulier du *Doliolum*.	Parthénogenèse des Pucerons. Parthénogenèse des Cynipides.	Parthénogenèse cyclique ou Hétéroparthénogenèse (Henneguy)
Bourgeonnement à générations alternantes des Annélides (*Syllis*, *Myrianida*, *Autolytus*, *Nereis*).	Parthénogenèse des Daphnies, des Rotifères (*Hydatina senta*).	
Bourgeonnement se produisant chez des individus entièrement évolués (nombreux Bryozoaires, Cœlentérés, Tuniciers).	Parthénogenèse de l'Abeille, et des Guêpes, des Tenthrédinides.	Homoparthénogenèse (Henneguy)

Nous nous trouvons ainsi amenés à comparer l'amnios de l'*Encyrtus fuscicollis* et par suite celui des autres Hyménoptères parasites à développement mono- ou polyembryonnaire avec le plasmode des Orthonectides ou le sporocyste des Trématodes, et la question se pose dès lors de savoir si ces amnios ne constituent pas de véritables somas réduits à leur expression la plus simple. Il est certain que, si l'on compare le cycle évolutif d'un Orthonectide et en parti-

[1] Par ce terme nous n'entendons pas préjuger de l'origine des bourgeons, mais indiquer seulement que les blastozoïtes ne sont pas endogènes et ne restent pas enveloppés dans le soma de l'individu bourgeonnant.

[2] Bourgeonnement au stade gastrula, donnant naissance à des larves libres qui elles-mêmes fournissent de nouveaux bourgeons. Hæckel, confirmant les premières observations de Busch, a ainsi observé la formation de 60 à 80 bourgeons émis par des gastrulas isolées de *Chrysaora*. (Hæckel, cité par Harmer, p. 29).

culier celui d'un Orthonectide à plasmode unisexué tel que *Rhopalura ophiocomœ* (Caullery et Mesnil, 1901) avec celui de l'Encyrtus, il paraît assez séduisant d'assimiler le plasmode du premier au trophamnios du second. Je pense toutefois que l'analogie qui peut exister entre ces deux formations est assez superficielle ; et, si l'on veut trouver quelque chose d'à peu près homologue de cet amnios, c'est plutôt, semble-t-il, dans des formations très précoces et initiales telles que les enveloppes (et en particulier l'enveloppe externe) qui entourent l'embryon hexacanthe des Ténias (Saint-Rémy, 1901) qu'il faudra les chercher.

Dans les deux cas, on se trouve en présence de formations qui constituent de simples enveloppes destinées à protéger l'œuf et surtout à le mettre en rapport avec le milieu nutritif aux dépens duquel il doit se nourrir (hôte dans le cas de l'Hyménoptère parasite, masse vitelline extra-ovulaire dans le cas de l'œuf du Ténia.)

On peut, il est vrai, considérer ces enveloppes comme un soma rudimentaire transitoire, qui sera éliminé lorsqu'il aura joué le rôle qui lui est dévolu et lorsque les cellules germinales primaires qu'il contenait se seront différenciées en un soma secondaire remplaçant le précédent et en cellules germinales secondaires. Mais alors n'en arriverait-on pas à considérer comme constituant des somas toutes les parties accessoires de l'œuf qui ne prennent pas directement part à la constitution de l'embryon et qui sont représentées par les membranes amniotiques et les cellules vitellines ?

Une autre question qui se trouve soulevée par la comparaison entre la polyembryonie des Hyménoptères et les autres agamogenèses est celle qui consiste à se demander si, dans la classe des Insectes, cette polyembryonie doit être considérée comme ayant précédé ou ayant suivi phylogénétiquement les autres modes de reproduction agame, tels que la pédogenèse des Cécidomyies ou la parthénogenèse cyclique des Pucerons ou des Cynipides. Harmer, pour les Bryozoaires, arrive à cette conclusion que la scission embryonnaire n'a dû être qu'une conséquence de la faculté blastogénétique des adultes. C'est aussi ce

que M. Perrier admet d'une façon générale pour tous les animaux bourgeonnants et il attribue l'apparition de ces agamogenèses précoces à un mode constant d'action de l'hérédité déterminant l'accélération des phénomènes embryogéniques et auquel il donne le nom de *Tachygenèse*; il considère en particulier le développement polyembryonnaire de l'Encyrtus et du *Polygnotus minutus* comme étant le résultat d'une action tachygénétique des plus énergiques (Perrier (E.) **1902**; Perrier et Gravier, **1902**, pp. 294-297.)

Etant donnés le degré élevé occupé par les Hyménoptères parasites dans la série des Insectes et ce fait que la polyembryonie semble ne se présenter que d'une façon sporadique et plutôt exceptionnelle par rapport aux autres modes d'agamogenèse, cette manière de voir apparaît évidemment comme beaucoup plus vraisemblable que l'opinion inverse qui consisterait à regarder le développement polyembryonnaire comme un phénomène initial. Mais on peut se demander dans quelle mesure il est utile de faire intervenir la phylogenèse et d'invoquer d'autres causes que celles dont nous avons parlé plus haut, c'est-à-dire celles qui interviennent dans la blastotomie expérimentale? C'est là une question qui ne pourra sans doute être tranchée que par la découverte et l'étude de nouveaux cas de polyembryonie.

Pour le *Polygnotus minutus,* tout au moins, il semble bien que les causes actuelles suffisent pleinement à expliquer le phénomène. Il est fort possible d'ailleurs que l'on trouve plus tard d'autres cas où le rôle des causes actuelles paraîtra moins net et semblera passer au second rang. Mais ces cas ne prouveront rien contre l'explication donnée pour le *Polygnotus.* Car, si la faculté du développement polyembryonnaire de l'œuf a eu primitivement pour causes déterminantes celles qui résident dans le milieu extérieur, causes qui persistent encore d'une façon frappante chez les espèces que nous avons étudiées, il se peut fort bien que ces causes aient, par suite d'adaptations nouvelles, disparu chez d'autres espèces, mais que la faculté du développement polyembryonnaire fixée dans le protoplasma au cours de générations successives ait persisté. Ce remplacement des causes

extérieures primitives par des forces inhérentes au protoplasma et agissant dans le même sens que les causes primitives, n'est en somme qu'un fait commun à l'évolution de tous les êtres et constitue le principe même de la loi de l'hérédité.

La détermination du sexe dans la polyembryonie spécifique des Hyménoptères.

Ainsi que nous l'avons vu dans les deux cas de polyembryonie qui ont été décrits dans ce mémoire, tous les individus sortis du même œuf sont de même sexe ; un seul œuf d'Encyrtus donne par exemple naissance à une centaine de mâles ou à une centaine de femelles. D'un seul œuf de *Polygnotus minutus* sortira une douzaine de mâles ou une douzaine de femelles. Nous en avons conclu que la détermination du sexe se fait dans l'œuf d'une façon très précoce avant le début du développement embryonnaire. Il est probable, ainsi que l'admet Cuénot (1899), que cette détermination précoce est très répandue dans le règne animal, et nous en trouvons pour les Mammifères une preuve dans le cas des jumeaux vrais, cas dont l'analogie avec celui de la polyembryonie des Hyménoptères parasites est des plus frappantes.

Les jumeaux vrais chez l'Homme sont ceux qui sont réunis dans un même chorion et proviennent vraisemblablement d'un œuf unique. Bien que des hypothèses différentes aient été faites encore dans ces dernières années au sujet de leur formation (Rosner, 1901), il est naturel d'admettre que ces jumeaux se sont développés dans les mêmes conditions que les larves jumelles de Lamproie observées par Bataillon (1900), c'est-à-dire par séparation de l'œuf en deux parties à un stade précoce de la segmentation (blastotomie spontanée). Or on a constaté que les jumeaux vrais étaient toujours du même sexe.

Un autre cas se présentant encore chez les Mammifères et qui, plus encore que le précédent, semble comparable à ceux de l'Encyrtus et du *Polygnotus minutus*, c'est celui des Tatous. Il ne s'agit plus ici en effet d'un phénomène accidentel mais d'un phéno-

mène spécifique et ces animaux mettent au monde, suivant les espèces, une portée de quatre à onze petits et qui sont tous et toujours de même sexe ; or, il a été reconnu que tous les fœtus étaient enveloppés d'un chorion commun et rentraient par conséquent dans le type des jumeaux vrais. Rosner (**1901**) avait cru pouvoir expliquer ce fait par la présence de plusieurs ovules dans une seule vésicule de Graaf et avait même conclu que *tous les cas de grossesse gemellaire monochoriale pourraient s'expliquer de la même façon*. Mais Cuénot (**1903**) a récemment repris la question et a reconnu pour l'espèce étudiée par Rosner [*Tatusia* (*Dasypus*) *novemcincta* L.], que les follicules monoovulaires étaient vingt fois plus nombreux que les pluriovulaires ; il est donc impossible d'admettre que ces derniers seuls fournissent des œufs fécondables et l'auteur conclut que, suivant toute probabilité, les jumeaux multiples des Tatous proviennent d'un œuf unique.

Malgré le grand intérêt que présentent les cas précédents, on doit constater que les premiers stades du développement n'ont jamais été observés, de sorte qu'ils prêtent à des interprétations différentes, et que c'est par induction, notamment parce que les jumeaux produits sont de même sexe et en s'appuyant sur la polyembryonie des Hyménoptères [Marchal (**1898**)] que l'on se trouve conduit, comme l'a été Cuénot (**1899** et **1903**), à admettre que ces jumeaux proviennent d'un seul œuf ayant une vésicule germinative unique. La preuve résultant de l'observation directe manque à l'établissement des faits qui précèdent et c'est, en résumé, sur la polyembryonie des Hyménoptères parasites que repose actuellement l'interprétation de nos connaissances sur la polyembryonie spécifique, et sur la détermination du sexe dans l'œuf avant la segmentation.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1900. BATAILLON (E.). Blastotomie spontanée et larves jumelles chez *Petromyzon Planeri*. (*C. R. Ac. Sc. Paris,* CXX, p. 1201-1203.)

1900 a BATAILLON (E.). Pression osmotique de l'œuf et polyembryonie expérimentale. (*C. R. Ac. Sc. Paris,* CXXX, p. 1480-1482.)

1898. BRANDES (G.). Germinogonie, eine neue Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung. (*Zeitschr. für die gesammten Naturwissensch. Halle,* LXX, p. 420-422.)

1891. BUGNION (E.). Recherches sur le développement postembryonnaire, l'anatomie et les mœurs de l'*Encyrtus fuscicollis*. (*Recueil zoologique suisse,* V, p. 435-534 ; pl. XX-XXV.)

1901. CAULLERY (M.) et MESNIL (F.). Recherches sur les Orthonectides. (*Arch. anat. micr.*, IV, p. 381-470, pl. X-XII.)

1899. CUÉNOT (L.). Sur la détermination du sexe chez les animaux. (*Bull. Scient. Fr. et Belgique,* XXXII, p. 462-535.)

1903. CUÉNOT (L.). L'ovaire du Tatou et l'origine des jumeaux. (*C. R. Soc. Biol.* LX, p. 1391-1392.)

1892. DRIESCH (H.). Entwickelungsmechanische Studien. (*Zeitschr. f. wiss. Zool*, LIII, p. 160-183.)

1869. GANIN (M.). Beiträge zur Erkenntniss der Entwickelungsgeschichte bei den Insecten. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, XIX, p. 381-449 ; pl. XXX-XXXIII.)

1898. GIARD (A.). Sur le développement de *Litomastix truncatellus* (Dalman). (*Bull. Soc. Ent. Fr.*, p. 127-129.)

1893. HARMER (S.-F.). On the occurence of embryonic fission in cyclostomatous Polyzoa. (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, XXXIV, p. 199-242 ; 3 pl.)

1895. HARMER (S.-F.). Preliminary note on embryonic fission in *Lichenopora*. (*Proc Roy. Soc.*, LVII, p. 188.)

1896. HARMER (S.-F.). On the Development of *Lichenopora verrucaria* Fabr. (*Quart. Journ. Micr Sci.*, XXXIX, p 71-144, pl. VII-X.)

1879. KLEINENBERG (N.). The Development of the Earth-Worm, *Lumbricus trapezoïdes* Dugès. (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, XXIX, p. 206.)

1898. KULAGIN (N.). Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte von Platygaster. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, LXIII., p. 195-235 ; pl. X-XI.)

1903. LE DANTEC (F.) Traité de Biologie. (*Paris*)

1887. Lindeman (K.). Die Pteromalinen der Hessenfliege. (*Bull. Soc. imp. nat. Moscou* (2), I, p. 188.)

1894. Loeb (J.). Über eine einfache Methode zwei oder mehr zusammengewachsene Embryonen aus einem Ei hervorzubringen. (*Pflüger's Archiv.*, LV.)

1897. Marchal (P.). Les Cécidomyies des céréales et leurs parasites. (*Ann. Soc. Ent. F.*, LXVI, p. 1-105, pl. I-VIII.)

1898. Marchal (P.). La dissociation de l'œuf en un grand nombre d'individus distincts chez l'*Encyrtus fuscicollis*. (*C. R. Ac. Sc. Paris*, CXXVI, p. 662-664; *C. R. Soc. Biol* (10e S.), V, p. 238-240; *Bull. Soc. Entom. Fr.*, p. 109-111.)

1899. Marchal (P.). Comparaison entre les Hyménoptères parasites à développement polyembryonnaire et ceux à développement monoembryonnaire. (*C. R. Soc. Biol.* (11e S.), I, p. 711-713.)

1902. Marchal (P.). Observations sur la biologie des Hyponomeutes. (*Bull. Soc. d'études et de vulgarisation de la Zoologie agricole de Bordeaux*, I, fasc. 4, p. 13-26.)

1903. Marchal (P.). Le cycle évolutif du *Polygnotus minutus* (Lindm). (*Bull. Soc. Entom. Fr.*, p. 90-93.)

1904. Marchal (P.). Le déterminisme de la polyembryonie et le déterminisme du sexe dans la polyembryonie spécifique des Hyménoptères. (*C. R. Soc. Biol.*, LVI, p. 468.)

1904a. Marchal (P.). Sur la formation de l'intestin moyen chez les Platygasters (*C. R. Soc. Biol.*, LVI, p. 1091.)

1902. Perrier (E.). Rapport sur le prix Serres. (*C. R. Ac. Sc.*, CXXXV, p. 1222-1229.)

1902. Perrier (E.) et Gravier (Ch.). La Tachygenèse ou accélération embryogénique. (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, (8e S.), XVI, p. 133-371.)

1901. Rosner. Sur la genèse de la grossesse gemellaire monochoriale. (*Bull. Acad. Sc. de Cracovie*, no 8, novembre, p. 443), (cité par Cuénot, 1903.)

1901. Saint-Rémy (G.). Contributions à l'étude du développement des Cestodes. II; le développement embryonnaire du *Tænia serrata* Goeze. (*Archives de parasitologie*, IV, p. 143-156, pl. I.)

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE IX

Encyrtus fuscicollis Dalm.

Dans toutes les figures en deux couleurs de cette planche, à l'exception de la figure 13, les parties représentées en noir appartiennent à l'hôte et celles représentées en rouge au parasite.

Fig. 1. Rameau de Pommier portant des pontes d'*Hyponomeutus malinellus* ; c'est sur ce rameau qu'a été faite l'observation du 18 juillet 1897 (pages 263-265), concernant la ponte de l'*Encyrtus*. Les pontes du Papillon ont été numérotées dans l'ordre où elles ont été visitées par l'*Encyrtus*. Celui-ci est représenté en train de pondre dans la ponte *4*. — *Gr. nat.* (la taille de l'*Encyrtus* est un peu exagérée sur ce dessin).

2. *Encyrtus fuscicollis*, enfonçant sa tarière dans un œuf d'Hyponomeute pour y déposer son œuf. — *Gr.* = 37.

3. Figure demi-schématique indiquant la manière dont l'*Encyrtus* marque avec l'extrémité des valves du fourreau la place où il doit faire pénétrer sa tarière.

4. Figure demi-schématique indiquant la position de l'abdomen succédant à la précédente. La tarière d'oblique est devenue perpendiculaire, et va pénétrer dans l'œuf du Papillon.

5. Œuf de l'*Encyrtus* avant la ponte. — *Gr.* = 510.

6. Œuf de l'*Encyrtus* (rose), après la ponte et en place dans une ponte d'Hyponomeute. Cette figure représente une partie de coupe faite sur une ponte d'Hyponomeute parasitée par l'*Encyrtus ;* la surface libre de la ponte correspond à la limite supérieure du dessin. Trois œufs d'Hyponomeute, *o*, *o'*, *o''*, se voient sur la figure. Le médian *o* a seul été complètement représenté et contient un embryon entouré de la cavité amniotique et du vitellus *(V)*. Dans cet embryon se trouve l'œuf de l'*Encyrtus* représenté en rose. *S*, secrétion englobant les œufs du Papillon. — *Gr.* = 159.

7 *a* et 7 *b*. Deux coupes passant par le même œuf déjà représenté à un plus faible grossissement sur la figure précédente. La coupe 7 *a* intéresse le paranucléus, *na* ; la coupe 7 *b* intéresse les noyaux embryonnaires, *e*. — *Gr.* = 810.

8. Coupe d'un œuf en place dans les tissus de l'hôte, et à un stade un peu plus avancé que le précédent ; le kyste adventice commence à se différencier. *na*, paranucléus ; *e*, noyaux embryonnaires. — *Gr.* = 810.

9, 10, 11, 12. Œufs de l'*Encyrtus* entourés de leur kyste adventice *(K)*, complètement différencié. Ces œufs ont été extraits par dissection de jeunes chenilles hivernantes de l'Hyponomeute ; ils ont été représentés en coupe optique après fixation par l'acide osmique et coloration par le picrocarmin. La figure 11 reproduit un œuf logé à l'intérieur d'un cordon adipeux *(g)* de la chenille ; *na*, paranucléus ; *e*, noyaux embryonnaires. — *Gr.* = 500-550.

FIG. 13. Œuf de l'*Encyrtus* au même stade que les précédents, mais représenté d'après une coupe réelle. Coloration par la safranine et le bleu de méthylène. Lettres comme dans les figures précédentes. — *Gr.* = 800. (Rétraction due aux réactifs).

14. Œuf de l'*Encyrtus* entouré de son kyste, au même stade que les précédents (période hivernale) et fixé au tube digestif de la chenille. Aspect présenté par le kyste, au moment de la dissection et sans préparation préalable. — *Gr.* = 159.

15. Kyste semblable au précédent, mais plus grossi. L'épithélium du kyste (*K*) est représenté de face; à l'intérieur, l'œuf de l'*Encyrtus* (*O*) est vu par transparence.

PLANCHE X

Encyrtus fuscicollis Dalm.

FIG. 16. Œuf polyembryonnaire de l'*Encyrtus fuscicollis* (chez l'Hyponomeute du Fusain), vers le milieu du mois d'avril ; pièce entière, isolée par dissection dans la jeune chenille et vue en coupe optique (acide osmique, picrocarmin). Le paranucléus (*na*) se dissocie. Les morulas (*mo*) qui formeront les embryons sont nettement constituées, mais n'ont pas encore atteint leur nombre définitif ; *K*, kyste adventice ; *Tr*, trachée. — *Gr.* = 340.

17. Partie d'une préparation à un stade semblable à celui de la précédente, mais plus grossie et en coupe réelle ; lettres comme dans la figure précédente.

18. Stade un peu plus avancé que sur la figure 16 ; lettres et observations comme dans la figure 16. — *Gr.* = 340.

19. Œuf polyembryonnaire de l'*Encyrtus fuscicollis* (chez l'Hyponomeute du Fusain), dans les derniers jours d'avril ; pièce entière isolée par dissection dans la jeune chenille et vue en coupe optique ; *mo*, morulas ; *a*, amnios, dérivé du paranucléus et du plasma ambiant. La partie gauche de la figure est supposée mise au point sur le plan superficiel, de façon à montrer de face l'épithélium pavimenteux du kyste adventice (*K*). — *Gr.* = 159.

PLANCHE XI

Encyrtus fuscicollis Dalm.

FIG. 20. Partie d'une préparation à un stade semblable à celui de la précédente, mais plus grossie et en coupe réelle. La morula (*mo*), présente un noyau en karyokinèse ; *na*, noyaux amniotiques dérivés du paranucléus ; *K*, kyste adventice. — *Gr.* = 810.

21. Chaîne polyembryonnaire (type ramifié) dérivant de l'œuf de l'*Encyrtus* ; stade observable vers le milieu de mai pour l'Hyponomeute du Fusain, et dans les premiers jours de juin pour l'Hyponomeute du Mahaleb. Préparation traitée par les vapeurs d'acide osmique et examinée dans la liqueur de

Ripart et Petit diluée. De nombreuses trachées appartenant à l'hôte se distribuent au kyste adventice qui entoure le complexe polygerminal. Les morulas ont atteint leur nombre définitif. — *Gr.* = 63.

FIG. 22. Partie d'une préparation semblable à la précédente, plus grossie et vue en coupe optique. Les morulas (*mo*) sont formées de nombreuses cellules, mais aucune différenciation embryonnaire ne s'est encore manifestée ; *a*, amnios ; *K*, kyste adventice. — *Gr.* = 159.

23. Partie d'une chaîne à un stade plus avancé que sur la figure 21 ; d'après une préparation, à l'état frais, sans réactifs. Les embryons (*em*) se différencient aux dépens des morulas ; *a*, amnios, chargé de gouttelettes graisseuses. Fin de mai. — *Gr.* = 63.

24. Jeune embryon provenant d'une chaîne au stade précédent ; *h*, hile (dorsal) ; *b*, bouche. — *Gr.* = 159.

25, 26 et 27. Embryon à un stade plus avancé (1er juin) ; 25, vu par la face dorsale ; 26, vu par la face ventrale ; 27, vu de profil ; *h*, hile ; *b*, bouche ; *s*, sillon ventral ; *V*, côté ventral. — *Gr.* = 159.

28. Deux chaînes polyembryonnaires provenant chacune d'un œuf d'*Encyrtus* et retirées d'une même chenille. Stade plus avancé que les précédents (1re quinzaine de juin). L'une des chaînes est vue par la lumière réfléchie, et a été représentée à l'état frais, sans avoir recours aux réactifs et sans compression ; l'autre chaîne, afin d'éviter toute confusion, n'a été figurée qu'au pointillé. — *Gr.* = 20.

29. Extrémité d'une chaîne, au stade précédent. — *Gr.* = 63.

30. Chenille d'*Hyponomeutus cognatellus*, ouverte et contenant plusieurs chaînes polyembryonnaires de l'*Encyrtus*, arrivées au terme de leur évolution (10 juin). — *Gr.* = 3.

PLANCHE XII

Encyrtus fuscicollis Dalm.

FIG. 31. Segment d'une coupe longitudinale d'une chaîne d'*Encyrtus fuscicollis* (27 mai). L'embryon supérieur est coupé suivant un plan à peu près parallèle au plan sagittal ; l'embryon inférieur, suivant un plan coronal ; *a*, amnios ; *ec*, ectoderme ; *end*, endoderme ; *gs*, glande salivaire ; *h*, hile (dorsal) ; *ms*, mésoderme ; *K*, kyste adventice ; *pr*, protodæum ; *st*, stomodæum. Fixation par le liquide de Gilson. — *Gr.* = 340.

32. Coupe transversale d'une chaîne semblable à la précédente ; la coupe passant par le hile de l'embryon, il en résulte que la partie postérieure de ce dernier se trouve, sur cette coupe, séparée sous forme d'un îlot distinct (*p*). Les autres lettres comme dans la figure précédente. Liquide de Gilson. — *Gr.* = 340.

33. Segment d'une coupe longitudinale d'une chaîne d'*Encyrtus* parvenue au terme de son accroissement (2 juin). L'embryon représenté est coupé suivant le plan sagittal ; *end*, endoderme ; *gc*, ganglions cérébraux ; *mu*,

muscles pharyngiens et buccaux ; *sn*, chaîne nerveuse ventrale ; *pr*, protodæum ; *st*, stomodæum ; *tm*, tube de Malpighi. Liquide de Gilson. — *Gr.* = 340.

Fig. 34. Larve de l'*Encyrtus fuscicollis*, au moment où elle est libérée dans la cavité générale de la chenille. — *Gr.* = 63.

35. Chenille d'Hyponomeute réduite à son enveloppe tégumentaire et cloisonnée en loges ovoïdes occupées chacune par une larve ou une nymphe d'*Encyrtus* prête à se transformer. — *Gr.* = 6.

PLANCHE XIII

Polygnotus minutus Lindm

Fig. 36. Larve de Cécidomyie destructive, très grossie, au sortir de l'œuf (larve primaire), parasitée à la fois par le *Polygnotus minutus* et le *Trichacis remulus*. Cette larve hyperparasitée n'aurait pu poursuivre son développement (cas très fréquent). Les œufs du *P. minutus* (*op*) sont au nombre de 4 (maximum rarement observé) et contenus dans le sac gastrique ; les œufs du *T. remulus* (*ot*) sont logés dans l'extrémité terminale de la chaîne nerveuse ; *ad*, tissu adipeux ; *i*, intestin ; *gs*, glandes salivaires ; *oc*, taches oculaires ; *tm*, tubes de Malpighi.. — *Gr.* = 159.

37. Œuf du *Polygnotus minutus* avant la ponte. Coloration de 3 jours par le picrocarmin, après fixation par l'acide osmique. — *Gr.* = 510.

38. Œuf du *P. minutus* après la ponte, retiré du sac gastrique de la Cécidomyie. Coloration prolongée (1 jour 1/2) par le picrocarmin, après acide osmique ; 29 avril. — *Gr.* = 340.

39. Stade un peu plus avancé que le précédent. — *Gr.* = 340.

40. Stade plus avancé en coupe réelle ; les noyaux amniotiques (*na*) se différencient à la périphérie des noyaux embryonnaires. — *Gr.* = 510.

41. Stade plus avancé, en coupe réelle. L'amnios est nettement différencié. Les cellules embryonnaires se sont groupées de façon à constituer de petites blastulas à cavité réduite. La larve de Cécidomyie a été ouverte dans le liquide de Flemming dilué ; ensuite fixation par le liquide de Flemming concentré jusqu'à opacité ; 4 mai. — *Gr.* = 510.

42. Œuf du *Polygnotus minutus* à un stade notablement plus avancé que le précédent. Pièce entière obtenue en faisant sortir l'œuf de l'estomac de la larve de Cécidomyie. L'amnios avec ses noyaux (*na*) est représenté en coupe optique, les blastulas (*emb*) au contraire sont vues par transparence au travers de l'amnios et représentées en totalité. Acide osmique (les petits amas graisseux teintés en noir par l'acide osmique n'ont pas été représentés) et picrocarmin, 12 mai. — *Gr.* = 340.

43. Coupe reelle d'un œuf à un stade plus avancé que celui de la figure 42 et voisin de celui de la figure 44 ; 26 mai. — *Gr.* = 510. (Rétraction due aux réactifs).

44. Œuf du *P. minutus*, (*in toto*), beaucoup plus développé que celui de la figure 42, mais représenté à un grossissement moindre. Les blastulas (*emb*) ont

atteint leur taille maxima. Le chorion (*ch*) est séparé du plasma amniotique (*am*) par une couche de liquide albumineux; *na*, noyaux amniotiques. — Acide osmique, picrocarmin; 18 mai. — *Gr.* = 100.

FIG. 45. Œuf du *P. minutus* (*o*) à un stade plus avancé que le précédent et vu par transparence à l'intérieur de l'estomac (*vc*) de la larve de la Cécidomyie destructive. Les embryons (*emb*) se différencient aux dépens des blastulas; formation de l'endoderme par invagination dorsale; *i*, intestin de l'hôte; *tm*, tubes de Malpighi. Acide osmique; fin mai. — *Gr.* = 75.

46. Embryon de *P. minutus* en coupe sagittale au stade de l'invagination dorsale destinée à former le sac gastrique. *h*, hile; *end*, endoderme (paroi de l'intestin moyen ou sac gastrique); *ec*+*ms*, ectoderme et mésoderme; *st*, stomodæum. — *Gr.* = 340.

47. Œuf polyembryonnaire du *P. minutus* ayant atteint le maximum de son développement et formant une masse volumineuse à l'intérieur du sac gastrique de la larve de Cécidomyie; *emb*, embryons à l'état de larves primaires; *na*, noyaux amniotiques. Acide osmique, picrocarmin; premiers jours de juin. — *Gr.* = 76.

48. Stade un peu plus avancé que le précédent et en place dans l'estomac de la larve de Cécidomyie (ce dernier, *vc*, vu en coupe optique). La masse amniotique de l'œuf (*am*) devenue diffluente se dissocie pour mettre en liberté les embryons (*emb*) en liberté dans le sac gastrique. Liqueur de Ripart et Petit. — *Gr.* = 50.

49. Un des embryons précédents vu de profil. Les organes internes sont vus par transparence et en coupe optique. Ce dessin a été fait à la fois d'après les préparations entières et d'après les coupes réelles; *b*, bouche, *gs*, glande salivaire; *ec*, ectoderme; *im*, intestin moyen; *mes*, mésoderme; *mu*, muscles pharyngiens; *pr*, proctodæum. — *Gr.* = 106.

50. Larve de Cécidomyie destructive bourrée de coques de *Polygnotus minutus*. Elle a été retirée de son puparium et se trouve réduite à une cuticule externe formant un sac dans lequel sont logés les *Polygnotus minutus* provenant d'un œuf unique et prêts à éclore; *sp*, spatule sternale de a larve de Cécidomyie. — *Gr.* = 15.

NOTES

SUR

LES INFUSOIRES ENDOPARASITES[1]

PAR

L. LÉGER ET O. DUBOSCQ

II

Anoplophrya Brasili Léger et Duboscq

Parasite d'*Audouinia tentaculata*

Notre ami Brasil nous a montré dans des coupes d'intestin d'*Audouinia tentaculata* Mont. un Cilié parasite qui doit constituer une nouvelle espèce. De Saint-Joseph (1898) avait déjà signalé sa présence dans le même Annélide sous le nom d'*Opalina lineata* (*Anoplophrya nodulata* Müller) et l'aurait revu également dans d'autres Cirratuliens (*Cirratulus filiformis. Heterocirrus Marioni*); mais d'après son mode de division. sans parler de ses autres caractères, le Cilié de l'*Audouinia* n'est pas l'*Anoplophrya nodulata* Müller (=*Opalina lineata* Schultze) lequel se reproduit par une sorte de bourgeonnement. Il ne peut davantage être rapporté aux autres *Anoplophryinæ* des Annélides, qui sont d'ailleurs fort mal connues.

Schewiakoff (1896). dans sa revision des Holotriches, rapporte la plupart des *Anoplophrya* des Annélides soit à l'*Anoplophrya naïdum* Dujardin, soit à l'*Anoplophrya nodulata* Müller. Or, à s'en rapporter à la description de Dujardin (1841). *Anoplophrya naïdum* est certainement un *Hoplitophrya*. Les Opalines trouvées

[1] Une première note : « I. — Les Astomata représentent-ils un groupe naturel ? » a paru dans ces Archives. (Notes et Revue. N° 6. 4e série. T. II. 1904.)

par Claparède (1861) dans les Polychètes sont au contraire des *Anoplophrya* et la synonymie de Schewiakoff est trop simpliste. *Opalina convexa* Claparède et *Opalina ovata* Claparède sont de bonnes espèces d'*Anoplophrya* et notre Cilié de l'*Audouinia* a beaucoup d'affinités avec ces parasites des Phyllodociens. Il ressemble aussi à l'*Anoplophrya branchiarum* Stein (=*A. circulans* Balbiani?) des Crustacés. Toutefois, les particularités que nous décrirons ne permettent aucune confusion entre notre espèce et les *Anoplophrya* actuellement connus et sont suffisantes pour justifier le nom nouveau d'*Anoplophrya Brasili* que nous (1904) avons donné à l'Infusoire de l'*Audouinia*.

Habitat. — *Anoplophrya Brasili* se rencontre communément dans l'intestin des *Audouinia tentaculata* Mont. pêchés sur les côtes du Calvados. Ces Annélides sont parasités une fois sur trois par cet Infusoire, lequel est plus ou moins abondant, souvent même représenté seulement par quelques rares individus. De décembre à février, les parasites sont plus nombreux et, à ce moment, les individus en division se montrent fréquents.

Le lieu d'élection de nos *Anoplophrya* est le second quart de l'intestin. On peut néanmoins les trouver dans toute la longueur du tube digestif.

Forme extérieure. — La taille d'*A. Brasili* est très variable. Les petits exemplaires mesurent 80 μ de longueur tandis que certains grands individus (*c*, fig. 1, texte) prêts à la division atteignent 450 μ. La taille que l'on observe le plus fréquemment est de 140 μ environ (*d, e*, fig. 1, texte). Le corps est assez épais, ainsi que l'indique la coupe (fig. 2, texte), mais néanmoins encore fort aplati comme celui de tous les Infusoires du même groupe. Nous pouvons lui distinguer une face dorsale et une face ventrale. La face dorsale est convexe. La face ventrale est une surface gauche difficile à définir, convexe au centre et concave sur les bords vers les extrémités, et, au contraire, concave au centre dans la région moyenne. Nous avons défini les faces d'après la position la plus commune adoptée par ces

Infusoires observés en goutte pendante ou sur des frottis, mais ils nagent sur le dos aussi bien que sur le ventre et souvent se présentent selon leur tranche. Comme ils sont pointus à l'extrémité antérieure et tronqués à l'extrémité postérieure, on peut leur distinguer trois bords, un bord gauche, un bord droit et un bord postérieur. Le bord droit étant un peu plus court que le bord gauche, le

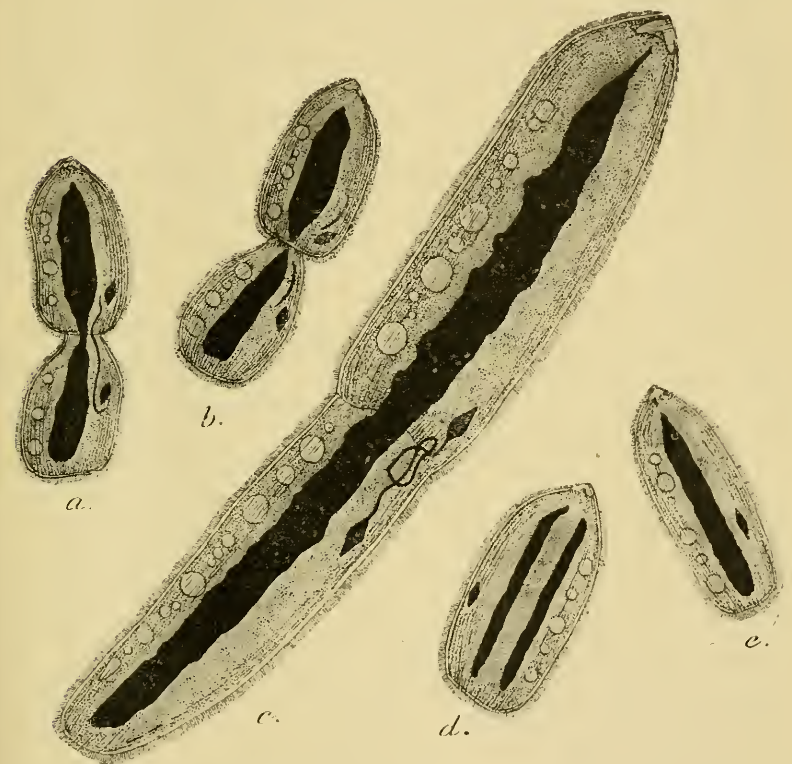


Fig. 1. — *Anoplophrya Brasili* × 300.
a, Petit individu en division montrant le filament fusorial isolé ; — *b*, stade plus avancé d'une division montrant les restes fusoriaux ; — *c*, grand *Anoplophrya* en division ; — *d*, individu montrant un macronucleus divisé en deux longitudinalement ; *e*, individu de taille moyenne.

bord postérieur fait un angle aigu avec le bord gauche et un angle obtus avec le bord droit. Ces bords droit et gauche, d'abord parallèles, se rejoignent pour constituer une extrémité antérieure en pointe obtuse.

La cuticule présente des stries parallèles entre elles et à l'axe du corps. Leur nombre est de 70 environ sur chaque face chez un individu de taille moyenne. Ces stries, dues à des crêtes séparées par des sillons, correspondent à l'insertion de nombreux cils qui recouvrent tout le corps et paraissent sortir des sillons, bien qu'il soit difficile d'acquérir la certitude sur ce point (fig. 2. texte).

A l'extrémité antérieure existe une dépression réniforme ou cordiforme que nous interprétons comme une bouche. Il nous est impossible de reconnaître dans cette formation les crochets des *Hoplitophrya*. Limitée par deux lèvres, une supérieure et une inférieure, la bouche apparaît en clair et se prolonge en arrière comme par un court pharynx. Dans cette bouche fait saillie une petite lame effilée ou dent, mot que nous adopterons sans le trouver très juste, puisque la dent n'est pas chitineuse.

Vacuoles. — On compte communément 4 à 5 vacuoles de diamètre inégal, disposées en ligne, le long du bord gauche. Le nombre en est cependant très variable. De petits individus n'ont que 3 vacuoles, tandis que, chez les très grands, on en trouve jusqu'à 25. Le nombre des vacuoles paraît ainsi en rapport avec la taille. Mais on peut observer des vacuoles nombreuses chez les individus qui souffrent, comme ceux qu'on tient en observation pendant plusieurs heures. Chez les individus qu'on garde plusieurs jours en chambre humide, les vacuoles s'accroissent tellement qu'elles confluent et forment un canal irrégulier qui peut s'étendre le long du bord postérieur et même remonter sur le bord droit.

Nous n'avons jamais vu ces vacuoles se contracter à la façon des vacuoles pulsatiles. Si on colore avec un peu de rouge neutre l'eau où l'on observe l'Infusoire, on voit au bout d'un certain temps les vacuoles devenir rouges. La couleur est d'abord dissoute dans le liquide de la vacuole, puis se précipite et forme un conglomérat de grains.

Les vacuoles fonctionnent indépendamment l'une de l'autre. Il est commun de rencontrer dans un même individu deux ou trois vacuoles

complètement bourrées de rouge, tandis que les autres sont à peine teintées ou incolores. Nous n'avons pas étudié en détail le processus de l'élimination, mais, d'après les expériences de Prowazek sur d'autres Infusoires, ces vacuoles doivent être plutôt comparées à des vacuoles de nutrition qu'à des vacuoles pulsatiles.

Noyaux. — On a trouvé chez tous les *Anoplophryinæ* un grand noyau axial correspondant au macronucléus des autres Ciliés. Par contre, le micronucléus, qui ne paraît pas exister chez les *Opalina*, n'a été vu que rarement chez les *Anoplophryinæ*. Schneider l'a découvert chez *Anoplophrya branchiarum* (1885) puis l'a revu chez un *Hoplitophrya* (1892). Caullery et Mesnil (1899) le mentionnent aussi chez des *Hoplitophrya* indéterminés, mais il n'est pas signalé pour la plupart des espèces connues.

Nous mettons toujours facilement en évidence chez *Anoplophrya Brasili* le micronucléus et le macronucléus.

Le micronucléus occupe une position très précise. Dans un individu au repos, il est placé le long du bord droit, immédiatement en arrière d'un plan qui diviserait le Cilié en deux moitiés (*e. fig.* 1, texte). Sa forme est celle d'un fuseau, sa structure est fibrillaire et il semble toujours à un stade de division, mais sa taille exiguë ne nous a pas permis d'obtenir de colorations assez précises pour en faire une description cytologique.

Le macronucléus est un long noyau axial obtus à l'extrémité postérieure, plus ou moins effilé à l'extrémité antérieure où il se prolonge parfois jusque dans la dent buccale. Très communément, l'invagination hyaline que nous interprétons comme pharynx se termine au niveau du macronucléus. Ce grand noyau est d'une forme très particulière. Il représente une gouttière plus ou moins fermée, ainsi qu'on le voit facilement sur une coupe transversale (*fig.* 2, texte), gouttière dont la paroi peu épaisse a une face externe irrégulière, verruqueuse et mamelonnée. Il est composé d'une chromatine en réseau grossier très dense.

La concavité de la gouttière nucléaire est remplie par un endo-

plasme formé de cordons irrégulièrement moniliformes et ce réseau donne souvent en coupe l'image de corpuscules et de bâtonnets isolés. Les mailles du réseau endoplasmatique sont occupées par un hyaloplasme transparent qui se prolonge en réticule plus fin à travers le reste du cytoplasme densément granuleux.

La grandeur des noyaux est variable et dépend de la taille de l'Infusoire. Chez un exemplaire de 430 μ. la longueur du micronucléus est le double de celle d'un micronucléus d'un individu de 80 μ.



Fig. 2. — *Anoplophrya Brasili* × 900. Coupe transversale montrant le macronucléus en gouttière.

Division. — Nous avons observé les phénomènes de division chez des individus de taille très variée (150 μ à 430 μ).

Le premier indice de la division apparaît dans le micronucléus, qui commence à s'allonger. Bientôt un sillon externe étrangle le cytoplasme alors que le macronucléus ne montre pas encore de modification (*c. fig.* 1, texte). Ce sillon passe toujours au niveau du milieu du micronucléus dont nous avons précisé la position. Par conséquent il est un peu en arrière du milieu de l'individu mère et l'individu fils situé postérieurement sera ainsi plus petit que l'antérieur. Le micronucléus continue sa division comme chez les autres Ciliés, c'est-à-dire que les deux noyaux fils s'écartent, tout en restant reliés par un filament d'union qui est un reste fusorial. Ici, ce filament d'union atteint une longueur démesurée, dont notre représentation donne une idée incomplète (*c. fig.* 1, texte). Ce filament se noue et se pelotonne, sans doute à la suite de cette torsion du fuseau mise en relief par Prowazek (1899). Puis le micronucléus de l'individu postérieur émigre en détordant le filament d'union, qui finalement s'isole en se coupant en deux endroits voisins des points d'insertion (*a. fig.* 1, texte). Ultérieurement le filament se coupe en son milieu et chaque individu fils contient un reste fusorial (*e. fig.* 1, texte) qui disparaît complètement par la suite. Cependant, on en trouve longtemps les

traces sous la forme d'un bâtonnet ou d'un grain colorable, situé entre le macronucléus et le micronucléus.

C'est avant la division du reste fusorial, mais après son isolement, que commence la division du macronucléus (*a*, *fig.* 1, texte). Elle se fait par simple étranglement, concurremment avec l'étranglement cytoplasmique qui sépare les individus fils. Au point où le macronucléus s'est coupé, l'individu postérieur reforme une bouche tandis que l'individu antérieur garde la bouche de la mère.

Schneider (1892) avait observé dans un *Hoplitophrya* une anomalie, consistant en la division longitudinale du macronucléus en deux bandes assez écartées l'une de l'autre. Nous avons observé plusieurs fois cette division longitudinale (*d*, *fig.* 1, texte) dans *Anoplophrya Brasili*. Mais notre interprétation ne sera pas celle de Schneider, qui cherche la cause de l'anomalie dans une conjugaison particulière à une race spéciale. Dans son hypothèse, il admet l'existence de deux micronucléus. Or nous n'avons jamais observé qu'un seul micronucléus dans ces *Anoplophrya* à deux macronucléus et la division longitudinale peut s'expliquer, croyons-nous, fort simplement. On remarque sur les coupes que le dos de la gouttière nucléaire est toujours mince et parfois même très réduit. Le progrès de l'amincissement doit amener une fissure longitudinale médiane et la séparation de deux macronucléus. Ce phénomène n'a donc pour nous aucune signification importante et n'est en rapport ni avec la conjugaison, ni avec la division du corps.

III

Opalina Saturnalis Léger et Duboscq

Parasite de *Box boops* L.

Le genre *Opalina*, *sensu stricto*, n'a été rencontré jusqu'ici que chez les Batraciens. On peut classer en deux groupes les différentes espèces de ce genre,

Les unes ont un grand nombre de noyaux. Ces espèces multinucléées sont :

O. ranarum Ehrbg., parasite de *Rana temporaria, Bufo variabilis, Bufo cinereus.*

O. dimidiata Stein, parasite de *Rana esculenta* et *Bufo cinereus.*

O. obtrigona Stein, parasite de *Hyla arborea.*

O. flava Stokes, parasite de *Scaphiopus Holbrookii.*

O. coracoidea Bezzenb., parasite de *Rana cyanophlyctis.*

O. lata Bezzenb., parasite de *Rana limnocharis* et *Rana hexadactyla.*

O. longa Bezzenb., parasite de *Rana limnocharis.*

Les autres espèces ont au plus 5 noyaux, ordinairement 4 ou 2. Ces espèces paucinucléées sont :

O. intestinalis Ehrbg. (= *similis* Zeller), parasite de *Pelobates fuscus, Rana esculenta, Bombinator igneus, Triton tauriatus.*

O. caudata Zeller, parasite de *Bombinator igneus.*

O. macronucleata Bezzenb., parasite de *Bufo melanostictus.*

O. lanceolata Bezzenb., parasite de *Rana esculenta chinensis.*

Nous y ajoutons *Opalina saturnalis* n. sp., parasite de *Box boops* L.

On sait qu'un certain nombre d'espèces d'*Opalina* ont été distinguées seulement d'après la forme ou le galbe du corps. Or, ce caractère est bien incertain, car il est très variable dans une même espèce. *A priori*, il faut se méfier de ces distinctions spécifiques établies seulement sur la forme et les dimensions pour les parasites d'un même hôte. *Opalina caudata* Zeller du *Bombinator igneus* pourrait bien n'être que la forme trapue d'*Opalina intestinalis* F. Stein également parasite du *Bombinator*. Et il est permis de se demander s'il faut admettre comme définitive la séparation d'*Opalina longa* Bezz. et d'*Opalina lata* Bezz., parasites de *Rana limnocharis*. N'étant pas en mesure de reviser toutes ces espèces d'*Opalina*, nous nous contenterons de décrire *Opalina saturnalis*. Elle se

montre sous deux formes, une forme allongée et une forme trapue, qui constituent bien une seule et même espèce.

Habitat. — Contrairement aux autres Opalines connues, qui toutes se rencontrent chez les Batraciens, animaux terrestres ou d'eau douce, *Opalina saturnalis* est parasite d'un poisson de mer, le *Box boops* L., commun dans la Méditerranée. A Cavalière (Var), tous les *Box boops* sont infestés et leur intestin, surtout leur rectum, contient de très nombreuses Opalines. Il en est de même à Cannes. A Banyuls, nous n'avons examiné que de jeunes *Box boops* ne dépassant pas 7 centimètres de longueur ; 3 sur 5 contenaient l'Opaline sous ses deux formes. Il n'est donc pas douteux que l'aire de répartition de notre parasite est assez étendue.

L'Opaline se rencontre dans l'intestin des *Box* en compagnie de plusieurs autres organismes inférieurs que nous étudierons prochainement : un Amibe voisin d'*Entamoeba coli* Lösch, souvent ravagé par des Microsphères qui amènent sa destruction, un Flagellé (*Urophagus*) et plusieurs espèces curieuses de Bactéries. Quelques-uns des poissons infestés par l'Opaline sont manifestement atteints de diarrhée. On pourrait attribuer la maladie à la présence des Ciliés qui grouillent dans les féces, mais nous la rattachons plutôt aux Amibes, beaucoup plus fréquents dans les cas de diarrhée qu'à l'état normal.

Chez *Box salpa* L. qui vit dans les mêmes régions, nous n'avons jamais trouvé d'Opalines, tandis que les Amibes et les Flagellés se rencontrent constamment.

Forme extérieure. — *Opalina saturnalis* est colorée en jaune pâle par une substance d'aspect huileux, mais non de nature grasse, qui remplit les grandes alvéoles de l'ectoplasme.

Le parasite se présente sous deux formes : une forme allongée (pl. XIV, fig. 5) et une forme massive, ovoïde (pl. XIV, fig. 4). Son orientation est facile à définir. La partie antérieure est toujours arrondie et les cils atteignent en cette région leur plus grande lon-

gueur. La partie postérieure se rétrécit progressivement et se termine par une petite pointe subulée : la région terminale est dépourvue de cils (pl. XIV, fig. 4 et 5).

Entre ces deux formes, allongée et massive, on observe des types intermédiaires. Certaines grandes formes massives paraissent résulter de l'accroissement en largeur de formes primitivement allongées. Toutefois, le fait qu'il existe des formes ovoïdes de petite taille nous porte à chercher ailleurs leur origine. Les formes longues résulteraient de divisions longitudinales (fig. 6) que nous avons observées assez fréquemment et les formes massives de divisions transversales. Cette hypothèse nous est suggérée par l'observation d'une Opaline à deux noyaux, présentant déjà deux étranglements transversaux très accentués qui la découpaient ainsi presque complètement en trois petites Opalines massives, dont deux avec un noyau et une sans noyau. Mais n'ayant pas suivi ce processus sur le vivant, nous devons être réservés sur sa valeur et sa signification.

Les formes longues de l'*O. saturnalis* (pl. XIV, fig. 3 et 5) ont de 150 à 250 μ de long sur 20 à 30 μ de large. Elles sont douées de mouvements vifs : mouvements de déplacement total dus aux cils et mouvements propres du corps, mouvements de reptation et d'incurvation. Le corps est cylindrique, légèrement aplati à l'avant et à l'arrière. Le mucron qui le termine postérieurement mesure de 8 à 10 μ, mais sa longueur peut varier dans de notables proportions. Parfois il est beaucoup plus long, en forme d'alène, d'autres fois il est comme tronqué ou ratatiné. Il est toujours immobile et comme rigide.

Les cils sont très longs (20 à 25 μ en moyenne) et très fins. Leur longueur varie avec leur position ; ils atteignent leur maximum de taille à la partie antérieure du corps, où l'on voit une longue touffe de cils particuliers, épais comme des flagelles (pl. XIV, fig. 3). Cette touffe est située au point de convergence des lignes d'insertion ciliaire, et en ce point, l'hématoxyline au fer démontre la présence d'une petite zone arquée, saillante, sur laquelle paraissent s'insérer les cils flagelloïdes (fig. 3, texte).

Les lignes d'insertion issues de cette zone arquée sont des lignes spirales, parallèles entre elles et convergeant seulement de nouveau vers le pôle postérieur (pl. XIV, fig. 9). Elles se colorent bien par les fortes imprégnations au fer et correspondent peut-être également à des myonèmes longitudinaux. Leur nombre varie avec la grosseur des individus (20 environ pour une Opaline longue, de taille moyenne) mais la distance entre deux lignes d'insertion voisines est assez constante et d'environ 3 μ 5. La ciliation est toujours abondante sur les individus allongés. Cependant, nous avons observé, une fois, une petite Opaline de forme très particulière, dont les cils très longs étaient excessivement rares (pl. XIV, fig. 8).



Fig. 3. — Extrémité antérieure d'*Opalina saturnalis* montrant la zone chromatique supportant les cils flagelloïdes. Coupe longitudinale × 1000.

Les formes massives (pl. XIV, fig. 4, 7) mesurent en moyenne 100 μ de longueur sur 60 μ de largeur. Leur ciliation est toujours moins fournie. Certaines de ces Opalines ont même à peu près perdu tous leurs cils et paraissent complètement chauves. Aussi, à côté de grosses Opalines gardant encore quelque mobilité, en trouve-t-on d'autres qui sont complètement immobiles. Ces formes immobiles et chauves étaient très nombreuses chez un jeune *Box* de Banyuls et, sans les formes mobiles qui circulaient à côté, on eût pris ces singuliers Ciliés sans cils pour des Sporozoaires.

Cytoplasme. — Le corps est limité par une mince pellicule relevée de côtes très fines comme l'épicyte des Grégarines. Au-dessous vient la zone ectoplasmatique très développée et présentant de larges alvéoles disposées assez régulièremnt en une couche unique (pl. XIV, fig. 3, 4, 5). Ces alvéoles contiennent une substance homogène, se rétractant en une sphérule sous l'action des réactifs fixateurs, et montrant seulement vers le centre quelques grains sidérophiles (pl. XIV, fig. 4, 5 et 9). Cette substance est colorée en jaune pâle sur

le vivant. Nous pensons qu'il s'agit là d'une substance de réserve, de nature lécithique, mais nous n'en avons pas fait d'étude spéciale au point de vue chimique.

Le nombre des alvéoles ectoplasmatiques et surtout leur taille augmentent avec l'âge de l'animal, et, chez les vieux individus, notamment ceux de forme massive, elles arrivent à remplir tout le corps de l'animal, l'endoplasme se réduisant proportionnellement jusqu'à disparaître. Dans de telles formes, on constate souvent la perte des cils entraînant l'immobilité, puis la dissolution des noyaux et enfin la diffusion du plasma du corps. Il s'agit là d'une mort naturelle qui frappe ainsi ces vieux individus devenus stériles.

Le protoplasme ectoplasmatique constituant la paroi des alvéoles, montre communément, notamment chez les individus jeunes ou en voie de division, des petits corps chromatoïdes en forme de grains à contour polygonal ou circulaire, ou de courts bâtonnets (pl. XIV, fig. 3, 6, et 8). Ces corpuscules qui se colorent très vivement par les colorants chromatiques sont surtout nombreux dans la zone ectoplasmatique située immédiatement sous la cuticule. A la décoloration, leur contour reste plus fortement coloré que la portion interne dans laquelle pourtant on remarque un petit grain plus sombre. Nous ne pouvons encore nous prononcer sur la signification de ces éléments.

L'endoplasme occupe la région centrale du corps en dedans de la zone alvéolaire ectoplasmatique. Son importance est variable suivant le développement plus ou moins considérable pris par les alvéoles. Il est généralement plus étendu chez les formes longues (pl. XIV, fig. 5) que chez les formes massives (pl. XIV, fig. 4) et chez les formes jeunes que chez les formes âgées. Cet endoplasme est constitué d'un plasma très finement granuleux, légèrement colorable, sans inclusions particulières, mais renfermant parfois de petites vacuoles sphériques à contour très net (pl. XIV, fig. 7). C'est dans l'endoplasme que sont situés les noyaux.

Noyau. — Comme nous l'avons dit plus haut, *Opalina saturnalis* est une Opaline paucinucléée. Les stades jeunes à un noyau s'obser-

vent assez fréquemment, mais ce sont surtout les Opalines à deux noyaux au repos ou en voie de mitose qui dominent. Nous n'avons jamais observé d'Opalines à quatre noyaux distincts, d'où nous concluons que la division du corps doit s'effectuer soit au moment où les deux noyaux sont au stade d'anaphase, soit immédiatement après l'individualisation de leurs noyaux-filles.

La forme des noyaux varie quelque peu avec celle des Opalines. D'une manière générale ils sont ovoïdes dans les formes allongées (pl. XIV, fig. 2 et 6) et sphériques chez les formes massives (pl. XIV, fig. 4). La taille des noyaux est aussi très variable selon les individus considérés, certaines formes massives ayant des noyaux sphériques, petits, tandis que les formes longues ont parfois de gros noyaux. On peut donner toutefois, comme dimensions moyennes d'un noyau ovoïde chez un individu allongé de 150μ de long, 11μ pour le grand axe et 8μ pour le petit axe.

Le noyau au repos, tel qu'on peut l'étudier chez les individus enkystés ou au début de leur vie active (pl. XIV, fig. 1, 2 et 10), montre une membrane faiblement chromatique renfermant un suc nucléaire représenté par un précipité très finement granuleux, et des grains de chromatine de taille variée qui, disposés sur un fin réseau achromatique, sont surtout accumulés dans la région centrale. En un point de la paroi se voit un gros nucléole en forme de calotte (pl. XIV, fig. 10). Chez d'autres individus plus âgés, dont le noyau paraît également au repos, la forme du nucléole est le plus souvent irrégulière, celui-ci consistant en une ou plusieurs plaques chromatiques de taille et de forme variées situées en divers points (souvent vers l'équateur) de la face interne de la membrane nucléaire.

Les proportions relatives de la substance nucléolaire et de la chromatine varient avec l'âge du noyau et sans doute aussi avec certaines conditions physiologiques. En général, les jeunes noyaux montrent peu de substance nucléolaire et beaucoup de grains de chromatine (pl. XIV, fig. 2), tandis que les vieux sont au contraire pauvres en chromatine et riches en substance nucléolaire. La cause

de ces variations reste obscure. Il faut peut-être la chercher dans l'influence des phénomènes de nutrition qui produiraient, entre autres, les modifications que nous signalons plus loin dans les Opalines d'hiver. De telles variations dans la composition du noyau rappellent celles qu'a étudiées R. Hertwig (**1904**) chez les *Actinosphærium* soumis à la suralimentation.

La division du noyau s'effectue dans ses grandes lignes suivant le mode décrit par Tönniges (**1899**), mais diffère quelque peu de celui décrit par Bezzenberger (**1903**) chez *O. macronucleata*, où cet auteur ne distingue pas de substance nucléolaire. Elle ne s'accomplit pas toujours d'une façon identique et montre certaines variations, dues en grande partie à la quantité respective de chromatine et de substance nucléolaire contenues dans le noyau. A l'approche de la mitose, le réseau alvéolaire s'ordonne en fibrilles qui se disposent parallèlement au grand axe et s'arrangent en fuseau (pl. XIV, fig. 12). Les grains de chromatine se répartissent alors sur ces fibrilles en se condensant principalement dans la région équatoriale (pl. XIV, fig. 12 et 13). Ils sont souvent si serrés les uns contre les autres qu'ils forment de véritables chromosomes conservant cependant l'aspect moniliforme (pl. XIV, fig. 4). A ce moment, le noyau s'est étiré ; il devient conique à ses deux pôles. L'étirement du noyau entraîne celui du fuseau achromatique. Les chromosomes, ou les chapelets de grains chromatiques qui les représentent, se séparent en deux groupes qui cheminent respectivement vers les pôles (pl. XIV, fig. 16 et 17) dont ils restent séparés par une petite plaque claire. Ce stade doit être d'assez longue durée, car on l'observe très fréquemment. Puis l'étranglement du noyau commence. Il débute d'abord par les fibres du fuseau et se continue par la membrane nucléaire qui ne s'est nullement modifiée pendant tout le processus. Les deux noyaux-fils s'écartent ensuite l'un de l'autre et restent quelque temps reliés par un filament d'union constitué par la membrane et les fibres du fuseau.

Pendant que les noyaux-fils se séparent, les grains de chromatine

abandonnent leur disposition en files parallèles et viennent se grouper irrégulièrement dans la région centrale du noyau, sur le réseau chromatique qui s'est ainsi reconstitué.

Après leur séparation définitive, les noyaux-fils montrent encore assez longtemps à leurs pôles d'union un prolongement pointu, dernière trace du filament qui les unissait.

La manière dont se comporte la substance nucléolaire au cours de ce processus mérite d'être suivie. Au commencement de la mitose, on voit souvent le nucléole se placer vers l'équateur du noyau et prendre la forme d'un anneau complètement fermé ou d'une spire dont les deux extrémités chevauchent (pl. XIV, fig. 11 et 12). Au moment de l'écartement des chromosomes ou anaphase. l'anneau de la spire nucléolaire se dédouble par une fissuration et chaque moitié chemine vers les pôles avec les chromosomes (pl. XIV, fig. 14 et 15) pour se répartir, après des fragmentations irrégulières plus ou moins prononcées, entre les deux noyaux (pl. XIV. fig. 16, 18 et 19). Parfois, cette division de la substance nucléolaire précède celle des filaments de chromatine, comme le montre la figure 5, et les chromosomes sont encore à l'équateur quand les plaques nucléolaires sont déjà vers les pôles. D'autres fois. elle est plus tardive et il arrive que l'un des morceaux de cette substance se trouve pincé dans l'étranglement nucléaire et étiré par l'écartement des noyaux, ce qui simule un pseudo-chromosome axial (pl. XIV, fig. 18).

La séparation des deux noyaux-fils étant achevée. les morceaux de substance nucléolaire se réunissent à nouveau plus ou moins complètement pour reconstituer le stade d'anneau équatorial qui précédera une nouvelle division.

Mais la substance nucléolaire ne se divise pas toujours aussi simplement au cours de la mitose. Souvent, au lieu de se disposer en anneau au moment de la prophase, elle se disloque en morceaux irréguliers, plaques ou bâtonnets épais, qui se placent avec les chromosomes dans la région équatoriale du fuseau (pl. XIV, fig. 13). Puis ces bâtonnets se mettent en rapport avec les fibres du fuseau et se

comportent comme des chromosomes de forme et de tailles variées qui s'adossent aux fins chromosomes de chromatine et cheminent avec eux vers les pôles (pl. XIV, fig. 16 et 17). On a alors une figure de division complexe, comprenant les chromosomes vrais constitués par les files de fins grains de chromatine et des parachromosomes de substance nucléolaire beaucoup plus gros et de forme inconstante (pl. XIV, fig. 17).

Dans les noyaux où la quantité de la substance nucléolaire dépasse de beaucoup la quantité de chromatine, les figures de la mitose sont presque exclusivement formées de parachromosomes. C'est ce que nous avons observé dans l'Opaline des Bombinator et c'est sans doute aussi le cas d'*O. macronucleata*, d'après Bezzenberger.

Ainsi la substance nucléolaire se comporte dans ces mitoses comme de la chromatine. Le stade de nucléole en anneau représente un stade spirème de substance nucléolaire, la fissuration de l'anneau correspondant à une division longitudinale et la formation des parachromosomes étant comparable à celle des chromosomes des mitoses typiques. Ceci porte à penser que la substance nucléolaire subit de la part des filaments achromatiques les mêmes influences que la chromatine vraie, dont elle ne représente peut-être ici qu'une faible modification.

Pas plus que les auteurs précédents, Pfitzner (**1886**), Tönniges (**1899**), Bezzenberger (**1903**), nous n'avons pu voir de centrosome entrer en jeu au cours de ces mitoses. Si l'on observe parfois à l'intérieur du noyau et aux pôles un petit point coloré situé au lieu de convergence des filaments du fuseau, ce n'est qu'un grain de chromatine inconstant. Souvent le fuseau se prolonge en pointe à ses pôles, mais ses cônes polaires ne sont pas des corps individualisés ayant la valeur de centrosomes.

Multiplication. — Les différentes phases de la mitose s'effectuent synchroniquement dans les deux noyaux des Opalines binucléées. Ce sont toujours ces individus à deux noyaux qui ont la propriété de se

multiplier par une division cytoplasmique communément longitudinale.

Il semble que la multiplication puisse se faire aussi par division transversale, ainsi que nous l'avons dit plus haut, pour donner naissance aux formes massives, mais sur ce point nos informations sont encore insuffisantes.

La division longitudinale commence par la partie antérieure où apparaît un sillon qui se creuse progressivement et donne ainsi naissance à un individu fourchu (pl. XIV, fig. 6). Les deux portions de l'Opaline devenant de plus en plus indépendantes par les progrès de l'invagination, manifestent bientôt des mouvements propres et s'entrecroisent souvent en X; puis, l'étranglement continuant, l'animal se sépare en deux individus fils, allongés et possédant chacun un noyau. Sans doute, au cours de ce processus, il peut arriver que les deux noyaux restent dans l'un des individus, ce qui donne naissance à des petites Opalines sans noyau qui, pour tout le reste, sont normalement constituées (pl. XIV, fig. 9). Ces Opalines vivent certainement quelque temps, mais nous ignorons le sort qui leur est finalement réservé.

Mitoses et divisions longitudinales du corps ne paraissent pas se produire à tous les moments de l'année. Dans plusieurs *Box boops* pêchés à Cavalière au mois de janvier, nous avons trouvé d'innombrables Opalines, dont quelques-unes seulement montraient des noyaux en voie de division. Le contenu nucléaire était finement granuleux avec de minuscules grains de chromatine épars, et la substance nucléolaire, relativement rare, était représentée par un ou plusieurs nucléoles sphériques. Chez certaines Opalines très grosses, le noyau était comme hypertrophié et décoloré sur les préparations et sa membrane à peine visible semblait prête à se dissoudre dans le cytoplasme. Au contraire, depuis le printemps jusqu'à la fin de l'automne, les Opalines avec noyau en mitose sont excessivement nombreuses.

Kystes. — C'est au mois de septembre que nous avons observé dans le rectum de *Box boops* les kystes de l'*O. saturnalis*. Ils sont sphériques, irrégulièrement polyédriques ou ovoïdes, de 25 μ en

moyenne de diamètre, et renferment un jeune individu mononucléé de forme allongée, ordinairement enroulé en spirale (pl. XIV, fig. 1).

Nous avons vu assez fréquemment les jeunes individus sortir de ces kystes dans le contenu intestinal de l'hôte. Les cils commencent à s'agiter en même temps que la jeune Opaline, en se déroulant, fait des efforts pour se délivrer de sa prison ; ces efforts amènent d'abord l'allongement, puis l'amincissement, et finalement la disparition de la paroi au point où presse contre elle le pôle antérieur de l'animal. Dès que la portion antérieure du corps s'est ainsi fait jour, le reste se déroule (pl. XIX, fig. 2) et l'Opaline est mise en liberté. Sa forme est très allongée. La structure uniforme du cytoplasme, dans lequel on ne distingue pas encore d'alvéoles ectoplasmiques, permet de reconnaître au premier coup d'œil ces Opalines fraîchement écloses.

Les documents que nous avons recueillis jusqu'ici sur l'histoire de l'*O. saturnalis* ne nous permettent pas de reconstituer le cycle évolutif de ce parasite. Nous savons seulement que l'animal se multiplie activement dans l'intérieur de l'hôte par des divisions longitudinales et peut-être aussi transversales, et, qu'à un moment donné, les produits de la division s'enkystent sous la forme de petites Opalines allongées à un seul noyau. Ces kystes sont évacués avec les excréments et vont infester de nouveaux individus. Sous l'action du contenu intestinal, les jeunes Opalines quittent le kyste et se transforment en Opalines adultes à deux noyaux sans cette conjugaison préalable entre jeunes individus, que Tönniges prétend avoir observée chez *O. ranarum*. Existe-t-il plus tard une conjugaison et une copulation nucléaire entre les individus adultes ? Nous ne pouvons le dire actuellement.

La reproduction par simple division et l'enkystement ne constituent sans doute pas les seuls modes de multiplication et de transmission du parasite. Nous avons trouvé une fois en effet, dans le rectum d'une Bogue fortement infestée, une toute petite Opaline qui différait singulièrement des autres par ses caractères. D'une

longueur de 40 à 45 μ, elle avait la forme d'une massue et s'effilait en une longue queue (pl. XIV, *fig.* 8). Son cytoplasme, dépourvu d'alvéoles et fortement colorable, renfermait d'assez gros grains chromatoïdes irréguliers et son noyau, régulièrement circulaire, différait nettement de ceux des Opalines ordinaires par la présence d'un unique et énorme nucléole et par sa membrane fortement chromatique. A sa surface étaient épars des cils rares, flexueux et très longs par rapport à la taille de l'animal. Malheureusement nous n'avons pu jusqu'à présent trouver l'origine de cette forme intéressante.

En terminant, nous ferons remarquer que l'*Opalina saturnalis*, à cause de son habitat chez un poisson et surtout chez un poisson de mer, représente sans doute une des formes primitives du genre *Opalina*, dont toutes les autres espèces sont parasites des Batraciens animaux terrestres ou d'eau douce. Il semble ainsi rationnel d'admettre qu'au cours de la phylogénie, les Opalines uni- ou binucléées ont dû précéder les formes multinucléées. On sait d'ailleurs, depuis ENGELMANN (1876), que les Opalines multinucléées comme *O. ranarum*, passent au cours de leur développement par des stades paucinucléés rappelant tout à fait notre *Opalina saturnalis* adulte.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1903. BEZZENBERGER (E). Uber Infusorien aus asiatischen Anuren. (*Arch. f. Protistenkunde*, III)

1899. CAULLERY (M.) et MESNIL (F). Sur les parasites internes des Annélides et en particulier de celles de la Manche. (*C. R. Ass. Fr. Avanc. Sc. Boulogne.*)

1861. CLAPARÈDE (E). Recherches anatomiques sur les Annélides, Turbellariés, Opalines et Grégarines observés dans les Hébrides. (*Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève.*)

1841. DUJARDIN (F.), Histoire naturelle des Zoophytes. Infusoires. (*Suites à Buffon, Paris.*)

1876. ENGELMANN (Th. W.). Ueber Entwicklung und Fortpflanzung der Infusorien. (*Morph. Jahrb.* 1.)

1904. LÉGER (L.) et DUBOSCQ (O.). Notes sur les Infusoires endoparasites. I. Les Astomata représentent-ils un groupe naturel? (*Arch. Zool. Exp. Notes et Revue n° 6, 4e série, III.*)

1904. Hertwig (R.) Ueber physiologische Degeneration bei Actinosphärium Eichorni, nebst Bemerkungen zur Aetiologie der Geschwülste (*Festschrift z. 70ⁿ Geburtstage von E. Hæckel. Iéna G. Fischer.*)

1885. Pfitzner (W.). Zur Kentniss der Kerntheilung der Protozoen. (*Morph. Iahrb.* XI.)

1899. Prowazek (S.) Protozoenstudien I. Bursaria truncatella und ihre Conjugation. (*Arb. Zool. Inst. Wien*, XI.)

1898. Saint-Joseph (Bᵒⁿ de). Les Annélides polychètes des côtes de France (Manche et Océan) (*Ann. Sc. nat. Zool. 8ᵉ série*, V.)

1896. Schewiakoff. Infusoria aspirotricha (en russe). (*Mém. Ac. Sc. St. Pétersbourg, 8ᵉ série, IV, nº* 1.)

1885. Schneider (A.). Anoplophrya circulans Balb. (*Tabl. Zool.* I.)

1892. Schneider (A.). Dimorphisme nucléaire dans le genre Hoplitophrya. (*Tabl. Zool.* II)

1899. Tönniges (C.). Nachtrag zu den Untersuchungen über die feineren Bauverhaltnisse von Opalina ranarum. (*Sitz. Gesellsch. ges. Natur. Marburg, 18 janv.*)

EXPLICATION DE LA PLANCHE XIV.

Opalina saturnalis Léger et Duboscq.

Toutes les figures ont été dessinées d'après des frottis fixés au sublimé-alcool et colorés à l'hématoxyline au fer. Figures 1 à 9 × 600. Figures 10 à 19 × 1500.

Fig. 1. Kyste d'*Opalina saturnalis.*

Fig. 2. Jeune Opaline sortant du kyste.

Fig. 3. Forme allongée à un noyau en mitose. L'ectoplasme montre les corps chromatoïdes.

Fig. 4. Forme massive à 2 noyaux au repos. Dans la substance qui remplit les grands alvéoles de l'ectoplasme on voit les grains siderophiles.

Fig. 5. Forme allongée à 2 noyaux au stade de nucléole en anneau saturnien.

Fig. 6. Début de la division longitudinale.

Fig. 7. Forme massive à 2 noyaux en mitose.

Fig. 8. Très jeune Opaline en massue et munie de longs fouets.

Fig. 9. Opaline sans noyau montrant les stries d'insertion ciliaire.

Fig. 10. Noyau au repos.

Fig. 11-12. Noyaux avec anneau nucléolaire.

Fig. 13-14-15-16. Divers stades successifs de la division nucléaire.

Fig. 17. Anaphase avec parachromosomes nucléolaires.

Fig. 18. Séparation des noyaux-fils avec pseudo-chromosome axial figuré par un morceau de substance nucléolaire pincé dans l'étranglement et étiré par l'écartement des noyaux.

Fig. 19. Reconstitution des noyaux-fils.

ERRATUM. — Par inadvertance, nous disons çà et là dans notre texte que les *Opalina* n'ont été rencontrées que chez les Batraciens anoures. Or, récemment Conte et Vaney (*C. R. Ac. Sc.* CXXXV, p. 1365) ont retrouvé chez *Triton tænatius* un Infusoire qu'ils rapportent à *Opalina intestinalis* Ehr.

DESCRIPTIONS COMPARATIVES

DES

LEPADOGASTER BIMACULATUS PENNANT

ET

MICROCEPHALUS BROOK

PAR

FRÉDÉRIC GUITEL

Professeur à la Faculté des Sciences de Rennes.

AVANT-PROPOS

Jusqu'à l'année 1889, le *Lepadogaster microcephalus* Brook a été confondu par tous les auteurs avec le *L. bimaculatus* Pennant [1]. La description de BROOK (1889, p. 166) ne s'applique, d'ailleurs, qu'à la femelle de sa nouvelle espèce.

D'autre part, si le *L. bimaculatus* nous est connu depuis plus d'un siècle par la courte diagnose qu'en a donné PENNANT (1776, p. 397), il n'en est pas moins certain que les meilleures descriptions de ce petit poisson ne s'appliquent qu'au mâle de cette espèce. Il

[1] On verra dans le chapitre consacré à l'Historique que dès 1883 SAVILLE KENT (pp. 55 et 56) a désigné sous le nom de *Lepadogaster Couchii* une espèce qui semble bien être la même que celle de BROOK. Cependant en raison de l'insuffisance par trop grande de la description de SAVILLE KENT j'ai dû préférer à la désignation spécifique de cet auteur celle cependant plus récente de BROOK.

était donc indispensable de reprendre les diagnoses de ces deux formes en tenant compte de leurs différences sexuelles ; c'est l'objet du présent travail.

Les *L. bimaculatus* et *microcephalus* mâles adultes sont faciles à séparer ; les femelles, au contraire, se ressemblent beaucoup et sont souvent très difficiles à distinguer du *L. microcephalus* mâle très jeune. Ces ressemblances sont telles que certains auteurs ont mis en doute la réalité de l'espèce de Brook.

Pour justifier la distinction proposée par Brook, et affirmée de nouveau ici, une base solide était donc indispensable ; cette base m'a été fournie par l'anatomie ; voici comment.

Au cours de mes recherches sur l'anatomie du rein des Lepadogaster de nos côtes, j'avais constaté (**1901**) une différence importante entre le rein du *L. Goüanii* et celui du *L. Candollii* ; le premier, possédant des *tubuli contorti* disposés métamériquement, le second, en étant totalement dépourvu. En appliquant les mêmes procédés d'investigation à l'étude du rein du *L. bimaculatus*, je constatai que les individus pêchés à marée basse dans les souches de Laminaires possèdent des reins comparables à ceux du *L. Candollii*, c'est-à-dire, sans *tubuli contorti* tandis que ceux que ramène la drague se comportent au contraire comme le *L. Goüanii*, et possèdent des reins à *tubuli contorti*, d'ailleurs extrêmement variables (**1902**).

Ces faits démontrent, d'une manière incontestable, l'existence de deux espèces là où, comme tant d'autres, j'avais cru n'en exister qu'une seule.

Comme on le voit, le travail purement descriptif qui constitue ce mémoire est né de recherches anatomiques. J'avais d'abord songé à réunir en un exposé unique l'ensemble de mes recherches, mais je trouve préférable de séparer des choses aussi distinctes et de réserver la partie anatomique pour un second mémoire que je compte faire paraître immédiatement après celui-ci.

Je décrirai d'abord le *L. bimaculatus* en établissant constamment

un parallèle entre les caractères des deux sexes : puis je résumerai ces caractères dans une diagnose détaillée. En outre, un court chapitre sera consacré à l'exposé des différences sexuelles.

Je procèderai exactement de la même manière pour le *L. microcephalus*.

Enfin, après avoir donné une comparaison succincte des deux espèces destinée à en faciliter la détermination, je terminerai par un Historique aussi complet que possible.

Tous les éléments de ce travail ont été réunis au Laboratoire de Roscoff où à Rennes avec des matériaux envoyés de Roscoff. Je suis heureux d'adresser ici, à M. le professeur Yves Delage, mes plus sincères remerciements pour la libéralité avec laquelle il m'a permis de profiter des précieuses ressources qu'offre aux zoologistes son beau laboratoire maritime.

LEPADOGASTER BIMACULATUS

I. — *Nageoires*

Nous donnerons d'abord la FORMULE COMPLÈTE des nageoires d'un certain nombre d'individus de différentes tailles ; nous ajouterons ensuite à ces chiffres des documents beaucoup plus nombreux concernant le nombre des rayons des NAGEOIRES DORSALE ET ANALE et la POSITION RÉCIPROQUE de ces deux organes.

A. — LA FORMULE COMPLÈTE DES RAYONS DES NAGEOIRES a été relevée dans dix femelles :

1)	Long. tot. 25mm.	R. br. 6 ; D. 5 ; A. 5 ; P. 21-20 ; C.	$\frac{\text{3 simples + 6 articulés}}{\text{3 simples + 6 articulés}}$	= 18
2)	— 30,5mm.	R. br. 6 ; D. 6 ; A. 4 ; P. 20-22 ; C.	$\frac{\text{2 simples + 8 articulés}}{\text{2 simples + 7 articulés}}$	= 19
3)	— 32	R. br. 6 ; D. 6 ; A. 4 ; P. 23-23 ; C.	$\frac{\text{2 simples + 8 articulés}}{\text{2 simples + 8 articulés}}$	= 20
4)	— 32,5mm.	R. br. 6 ; D. 5 ; A. 4 ; P. 21-23 ; C.	$\frac{\text{3 simples + 8 articulés}}{\text{3 simples + 7 articulés}}$	= 21
5)	— 39	R. br.? ; D. 6 ; A. 4 ; P. 21-21 ; C.	$\frac{\text{3 simples + 7 articulés}}{\text{2 simples + 7 articulés}}$	= 19
6)	— 41	R. br. 6 ; D. 6 ; A. 4 ; P. 22-23 ; C.	$\frac{\text{4 simples + 7 articulés}}{\text{3 simples + 7 articulés}}$	= 21

7) Long. tot. 41^{mm}. R. br.? ; D. 5 ; A. 4 ; P. 20-20 ; C. $\frac{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{2 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 19$

8) — 42 R. br.? ; D. 6 ; A. 5 ; P. 21-21 ; C. $\frac{4 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 21$

9) — $44{,}5^{mm}$. R. br.? ; D. 6 ; A. 5, P. 23-23 ; C. $\frac{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}} = 19$

10) — $45{,}5^{mm}$. R. br. 6; D. 6 ; A. 5 ; P. 23-23 ; C. $\frac{4 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 21$

Le tableau suivant contient, en outre, les formules complètes des nageoires de quatorze mâles.

1) Long. tot. $25{,}5^{mm}$. R. br. 6 ; D. 6 ; A. 6 ; P. 23-23 ; C. $\frac{3 \text{ simples} + 8 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 21$

2) — 29 R. br. 6 ; D. 6 ; A. 5 ; P. 23-23 ; C. $\frac{3 \text{ simples} + 8 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 21$

3) — $30{,}5^{mm}$. R. br. 6 ; D. 6 ; A. 6 ; P. 23-23 ; C. $\frac{3 \text{ simples} + 8 \text{ articulés}}{2 \text{ simples} + 8 \text{ articulés}} = 21$

4) — 32 R. br. 6 ; D. 5 ; A. 4 ; P. 22-22 ; C. $\frac{3 \text{ simples} + 8 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 21$

5) — 34 R. br. 6 ; D. 5 ; A. 5 ; P. 24-24 ; C. $\frac{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{2 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 19$

6) — 36 R. br. 6 ; D. 5 ; A. 5 ; P. 23-23 ; C. $\frac{4 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 21$

7) — 38 R. br. 6 ; D. 6 ; A. 5 ; P. 21-22 ; C. $\frac{3 \text{ simples} + 8 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 21$

8) — 40 R. br. 6 ; D. 6 ; A. 5 ; P. 21-22 ; C. $\frac{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 20$

9 — $41{,}5^{mm}$. R. br. 6 ; D. 5 ; A. 4 ; P. 24-24 ; C. $\frac{3 \text{ simples} + 8 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 21$

10) — 43 R. br. 6 ; D. 5 ; A. 5 ; P. 23-22 ; C. $\frac{3 \text{ simples} + 8 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 21$

11) — 45 R. br. 6 ; D. 5 ; A. 4 ; P. 26-25 ; C. $\frac{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{2 \text{ simples} + 8 \text{ articulés}} = 20$

12) — 46 R. br. 6 ; D. 6 ; A. 5 ; P. 23-24 ; C. $\frac{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 20$

13) — 48 R. br.? ; D. 6 ; A. 5 ; P. 22-22 ; C. $\frac{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{2 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 19$

14) — $50{,}5^{mm}$. R. br.? ; D. 6 ; A. 5 ; P. 23-23 ; C. $\frac{4 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 21$[1]

Dans les formules relatives à la pectorale le premier chiffre se rapporte à la nageoire gauche, le second, à la nageoire droite. On voit que le nombre des rayons qui constituent ces deux appendices n'est pas toujours le même des deux côtés du corps.

[1] Les ventrales ne sont pas comprises dans ces formules parce que toutes les espèces du genre *Lepadogaster* comptent invariablement un rayon simple sous-cutané et quatre rayons articulés.

Chez la femelle, le nombre des rayons varie de 20 à 23 ; chez le mâle de 21 à 26. L'écart d'un côté à l'autre n'a jamais été trouvé de plus de deux rayons.

La caudale possède un axe de figure marqué par l'échancrure de la dernière vertèbre et aussi par la disposition des muscles fléchisseurs de ses rayons. Dans les formules qui précèdent le numérateur de la fraction comprend les rayons situés dorsalement par rapport à cet axe, le dénominateur ceux qui sont situés ventralement.

Beaucoup d'auteurs donnent pour le nombre des rayons de la caudale des chiffres notablement inférieurs à ceux qui sont rapportés ici, cela tient à ce qu'ils ont négligé un certain nombre des très petits rayons simples qui occupent les bords dorsal et ventral de la nageoire. Pour bien distinguer l'intégralité de ces rayons aucune dissection n'est nécessaire, il est même préférable de conserver la nageoire intacte et de se contenter de la plonger pendant quelques minutes dans la glycérine. Celle-ci l'éclaircit très rapidement et rend visible même les plus petits rayons simples.

Les formules précédentes montrent que la caudale n'est pas toujours rigoureusement symétrique par rapport à son axe antéro-postérieur. Lorsque le nombre de rayons diffère dans les deux moitiés, c'est toujours dorsalement qu'il est le plus considérable.

B. — Nombres des rayons des nageoires dorsale et anale. — Beaucoup d'auteurs attachent à ce caractère une très grande importance; or il varie dans d'assez larges limites, il était donc nécessaire de l'examiner chez un assez grand nombre d'individus. Voici d'abord les nombres se rapportant à cinquante six femelles :

				Dorsale	Anale	°/°
1	individu mesurant	33.5mm	a	4 +	4	1.79
16	—	23 à 44mm	ont	5 +	4	28.57
14	—	24.5 à 34.5mm	—	5 +	5	25
7	—	30.5 à 41.5	—	6 +	4	12.5
15	—	26 à 45.5	—	6 +	5	26.78
1	—	31.5	—	6 +	6	1.79
2	—	27.5 à 28	—	7 +	5	3.57

Pour le mâle les rayons ont pu être comptés sur cent individus dont voici la liste :

				Dorsale Anale	°/o
26	individus mesurant	17 à 45mm	ont	5 + 4	26
23	—	19.5 à 46	—	5 + 5	23
14	—	27.5 à 39	—	6 + 4	14
34	—	21 à 52.5mm	—	6 + 5	34
2	—	26.5 à 31mm	—	6 + 6	2
1	—	26mm	a	7 + 6	1

Ces chiffres montrent que 16 °/o des femelles et 14 °/o des mâles examinés ont deux rayons de plus à la dorsale qu'à l'anale ; 55 °/o des femelles et 61 °/o des mâles ont seulement un rayon de plus à la dorsale ; 28 °/o des femelles et 25 °/o des mâles ont le même nombre de rayons aux deux nageoires ; enfin dans les deux sexes on ne rencontre aucun individu ayant plus de rayons à l'anale qu'à la dorsale comme le cas se présente assez fréquemment chez le *L. microcephalus*.

D'après tous ces documents la formule générale de la femelle est :

D. 4 à 7 ; A. 4 à 6

celle du mâle :

D. 5 à 7 ; A. 4 à 6.

On aurait tort de conclure de là que la formule des nageoires du mâle diffère de celle de la femelle. En effet, si dans les deux sexes on fait abstraction des individus en nombre extrêmement faible qui ont des formules exceptionnelles telles que D. 4 ; A. 4 — D. 6 ; A. 6 — D. 7 ; A. 5 — D. 7 ; A. 6[1], on voit que la formule normale devient aussi bien chez le mâle que chez la femelle

D. 5 à 6 ; A. 4 à 5.

C. — Les rapports de position des nageoires dorsale et anale fournissent un excellent caractère pour la distinction des deux espèces.

Si l'on considère l'axe de figure de la face latérale du corps et que de la base du rayon le plus antérieur de l'anale on abaisse une perpendiculaire sur cet axe ; celle-ci rencontrera la dorsale en des

[1] Il semble extrêmement probable que si l'on examinait un nombre suffisamment grand d'individus on rencontrerait dans les deux sexes les mêmes formules exceptionnelles.

points assez différents suivant les individus : c'est la variation de ce caractère que nous avons étudiée en détail afin d'obtenir une base solide pour la comparaison des deux espèces.

Quarante huit femelles ont été examinées au point de vue qui nous occupe, elles se répartissent de la manière suivante :

a. — Le rayon le plus antérieur de l'anale est situé au niveau de la deuxième membrane interradiaire de la dorsale

1	individu	mesurant	33,5mm	avec	D. 4 ; A. 4
3	—	—	27 à 33mm	—	D. 5 ; A. 5
1	—	—	31,5mm	—	D. 6 ; A. 6.

b. — Le rayon le plus antérieur de l'anale est situé au niveau du troisième rayon de la dorsale

2	individus	mesurant	39 à 44mm	avec	D. 5 ; A. 4
7	—	—	24,5 à 34,5mm	—	D. 5 ; A. 5
1	—	—	37mm	—	D. 6 ; A. 4
2	—	—	26 et 29,5mm	—	D. 6 ; D. 5.

c. — Le rayon le plus antérieur de l'anale est situé au niveau de la troisième membrane interradiaire de la dorsale

10	individus	mesurant	24,5 à 44mm	avec	D. 5 ; A. 4
3	—	—	32,5mm	—	D. 5 ; A. 5
5	—	—	30,5 à 41,5mm	—	D. 6 ; A. 4
12	—	—	26 à 45,5mm	—	D. 6 ; A. 5.

d. — Le rayon le plus antérieur de l'anale est situé au niveau du quatrième rayon de la dorsale

1 individu mesurant 31,5mm avec D. 6; A. 5.

Ces chiffres montrent que dans cette série déjà longue de quarante-huit femelles cinq seulement, c'est-à-dire un peu plus de 10 %, ont une anale dont le premier rayon se trouve situé en avant du troisième de la dorsale tandis que le reste, soit tout près de 90 % a le premier rayon de l'anale au-dessous ou même plus souvent en arrière du troisième de la dorsale (fig. 2).

Pour le mâle quatre-vingt-quatorze individus ont pu être examinés et ont fourni le tableau suivant :

a. — Le rayon le plus antérieur de l'anale est situé au niveau de la deuxième membrane interradiaire de la dorsale

2	individus	mesurant	30 et 45mm	avec	D. 5 ; A. 4
12	—	—	19,5 à 46	—	D. 5 ; A. 5
2	—	—	27 et 47	—	D. 6 ; A. 5
2	—	—	26.5 et 31	—	D. 6 ; A. 6.

b. — Le rayon le plus antérieur de l'anale est situé au niveau du troisième rayon de la dorsale

7	individus	mesurant	28 à 41mm	avec	D. 5 ; A. 4
4	—	--	24 à 34,5mm	—	D. 5 : A. 5
3	—	—	33 à 38mm	—	D. 6 ; A. 4
4	—	—	28.5 à 52,5mm	—	D. 6 ; A. 5.

c. — Le rayon le plus antérieur de l'anale est situé au niveau de la troisième membrane interradiaire de la dorsale

16	individus	mesurant	17 à 45,5mm	avec	D. 5 ; A. 4
5	—	—	30 à 37mm	—	D. 5 : A. 5
8	—	—	25 à 39mm	—	D. 6 ; A. 4
24	—	—	21 à 50,5mm	—	D. 6 ; A. 5.

d. — Le rayon le plus antérieur de l'anale est situé au niveau du quatrième rayon de la dorsale

1	individu	mesurant	39mm	avec	D. 6 ; A. 4
1	—	—	25	—	D. 6 ; A. 5
1	—	—	26	—	D. 7 : A. 6.

e. — Le rayon le plus antérieur de l'anale est situé au niveau de la quatrième membrane interradiaire.

1	individu	mesurant	31mm	avec	D. 6 ; A. 4
1	—	—	36.5mm	—	D. 6 ; A. 5.

On voit par cette liste que parmi les quatre-vingt-quatorze mâles examinés, dix-huit, soit 19 % ont une nageoire anale dont le premier rayon se trouve situé en avant du troisième de la dorsale

tandis que tous les autres c'est-à-dire 81 % ont ce premier rayon placé au niveau (19 %) ou en arrière (62 %) de ce même point (fig. 5).

Nous verrons en décrivant le *L. microcephalus* (p. 406) que sa nageoire anale est généralement plus avancée que celle du *L. bimaculatus*.

D. — La longueur de l'anale et la distance qui la sépare de l'anus présentent une intéressante différence dans les deux espèces. Le moyen le plus sûr d'apprécier cette différence est de mesurer la longueur totale de l'anale ayant ses rayons complètement abaissés, de mesurer d'autre part la distance qui sépare son origine antérieure du centre de l'anus et de calculer le rapport de ces deux quantités.

Le tableau suivant montre la variation de ce rapport dans quatorze femelles et dans quinze mâles.

Femelles				Mâles			
	Longueur totale en millimètres	Nombre de rayons de l'anale	Longueur de l'espace interanal[1] la longueur de l'anale étant 1		Longueur totale en millimètres	Nombre de rayons de l'anale	Longueur de l'espace interanal[1] la longueur de l'anale étant 1
1	29	4	1.55	1	32	4	1.28
2	31	4	1.30	2	35	4	1.50
3	31	4	1.46	3	38	4	1.53
4	32	4	1.25	4	38	4	1.34
5	41	4	1.75	5	39.5	4	1.38
6	24	5	1.44	6	?	4	1.30
7	25	5	1.50	7	?	4	1.39
8	26	5	1.33	8	34	5	1.02
9	26	5	1.30	9	36	5	1.39
10	26.5	5	1.27	10	36	5	1.37
11	29	5	1.25	11	37	5	1.31
12	31	5	1.37	12	37.5	5	1.00
13	32	5	1.28	13	?	5	1.35
14	31.5	6	1.00	14	?	5	1.30
				15	31	6	1.08

[1] Je désigne sous le nom de « espace interanal » la distance qui sépare le milieu de l'anus de l'origine de la nageoire anale.

Si nous considérons seulement les individus possédant quatre ou cinq rayons à l'anale nous voyons qu'en faisant abstraction des chiffres exceptionnels le rapport qui nous occupe varie de 1,25 à 1,55 ; mais dans certains cas il peut atteindre la valeur 1,75 (♀ 5). D'autre pa lorsque l'anale compte six rayons, ce qui arrive très rarement, et présente, par suite, une plus grande longueur, la val r du rapport descend jusqu'à l'unité ; c'est-à-dire que l'espace interanal devient égal à l'anale. Cette égalité se rencontre aussi lorsque cette nageoire ne compte que cinq rayons.

Nous verrons que chez le *L. microcephalus* la valeur du rapport que nous étudions varie de 0,40 à 0,85 et reste par conséquent toujours au-dessous de l'unité. Cependant comme l'écart entre le minimum se rapportant au *L. bimaculatus* (1,00) et le maximum concernant le *L. microcephalus* (0,85) est assez faible, il est possible qu'on rencontre quelques cas douteux que fourniront surtout les très rares *L. bimaculatus* dont l'anale compte six rayons et les nombreux *L. microcephalus* dont l'anale ne compte que cinq rayons.

Néanmoins, comme la valeur du rapport descend très rarement au-dessous de 1,25 dans le *L. bimaculatus*, il y a certainement là un excellent caractère pouvant, dans la majorité des cas, servir à distinguer les deux espèces. Il est clair qu'on ne devra s'adresser qu'à des animaux dont les rayons n'auront subi aucune diminution accidentelle de longueur.

E. — LA PEAU RÉUNISSANT LES RAYONS DE LA DORSALE ET DE L'ANALE est d'épaisseur normale ; il en est tout autrement dans le *L. microcephalus* (v. p. 409). A longueur égale les rayons de l'anale et de la dorsale sont plus étroits que ceux du *L. microcephalus* d'environ un cinquième.

En résumé, les nageoires ne fournissent aucun caractère permettant de distinguer les sexes ; mais sont d'un précieux secours pour séparer les deux espèces.

II. — Proportions.

Les proportions ont été relevées sur cinq femelles vivantes et sur huit conservées dans l'alcool à 70°. Le tableau suivant présente l'ensemble des rapports les plus importants à considérer.

	1 LONGUEUR TOTALE EN MILLIMÈTRES	2 LONGUEUR DU CORPS CELLE DE LA TÊTE ÉTANT 1	3 LONGUEUR DU CORPS LA LARGEUR DE LA TÊTE ÉTANT 1	4 LONGUEUR DE LA TÊTE SA LARGEUR ÉTANT 1	5 LONGUEUR DE L'ESPACE INTERORBITAIRE CELLE DE L'ESPACE PRÉ- ORBITAIRE ÉTANT 1	6 LONGUEUR DE L'ESPACE INTERORBITAIRE LE DIAMÈTRE LONGITUDI- NAL DE L'ŒIL ÉTANT 1	7 LONGUEUR DE L'ESPACE PRÉORBITAIRE LE DIAMÈTRE LONGITUDI- NAL DE L'ŒIL ÉTANT 1	8 LARGEUR DE LA TÊTE LE DIAMÈTRE LONGITUDI- NAL DE L'ŒIL ÉTANT 1	9 LONGUEUR DE LA QUEUE SA LARGEUR ÉTANT 1
				A) *5 Exemplaires mensurés vivants*					
1	17.75	3.22	4.80	1.48	1.24	1.24	1.00	2.96	4.54
2	29.25	3.25	4.87	1.50	1.15	1.23	1.07	2.86	4.47
3	33.5	3.35	5.15	1.53	1.17	1.27	1.03	3.06	4.45
4	34	3.09	4.85	1.57	1.13	1.40	1.19	3.18	4.36
5	34	3.40	4.36	1.61	1.16	1.39	1.08	2.95	4.61
				B) *8 Exemplaires conservés en alcool*					
6	28.5	3.25	4.07	1.25	1.09	1.00	0.91	3.04	3.95
7	31	3.44	4.13	1.20	1.09	0.96	0.88	3.00	4.00
8	32.5	3.38	4.22	1.24	1.12	1.17	1.04	3.34	4.01
9	33.5	3.43	4.06	1.18	1.40	1.24	0.88	3.66	3.84
10	35.5	3.30	4.17	1.26	1.09	0.98	0.90	2.83	3.50
11	37	2.52	4.11	1.16	1.23	1.16	0.94	3.01	3.61
12	39	3.54	4.00	1.12	1.10	1.13	1.03	3.36	3.43
13	41.5	3.45	4.15	1.20	1.10	1.17	1.06	3.92	3.31

Pour le mâle, les proportions ont pu être prises sur cinq exemplaires vivants et sur seize dans l'alcool.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
				A) *5 Exemplaires mensurés vivants*					
1	20.75	3.46	5.19	1.50	?	?	0.96	?	4.66
2	33.5	3.26	5.07	1.55	1.37	1.49	1.08	3.18	4.18
3	38	3.37	4.47	1.36	1.33	?	1.37	4.10	3.85
4	40	3.33	4.57	1.37	1.14	1.60	1.40	3.50	4.10
5	40.5	3.37	4.90	1.45	1.33	?	1.50	4.12	4.07

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
B) *16 Exemplaires conservés en alcool*									
6	29.5	3.37	4.21	1.25	1.31	1.31	1.00	3.48	3.90
7	31	3.17	4.13	1.30	1.16	1.31	1.13	3.40	3.68
8	32	3.30	4.26	1.29	1.31	1.16	0.88	3.00	3.89
9	33.5	3.19	4.18	1.31	1.28	1.28	1.00	3.20	3.75
10	34	3.23	4.25	1.31	1.29	1.28	0.92	3.20	3.91
11	35	3.30	4.37	1.32	1.40	1.34	0.96	3.07	4.00
12	36	3.27	4.23	1.29	1.38	1.35	0.98	3.20	4.16
13	36.75	3.19	3.99	1.25	1.40	1.34	0.96	3.40	3.70
14	38	3.16	3.80	1.20	1.23	1.42	1.15	3.84	3.60
15	38.5	3.34	3.85	1.15	1 60	1.53	0.96	3.84	3.95
16	39.5	3.29	4.11	1.25	1.27	1.37	1.07	3.55	3.85
17	40.5	3.24	4.10	1.25	1.37	1.53	1.11	3.84	3.60
18	41.5	3.32	3.68	1.11	1.31	1.45	1.10	3.94	3.43
19	43	3.24	3.58	1.10	1.50	1.60	1.06	4.00	3.47
20	45	3.33	3.91	1.17	1.43	1.67	1.16	3.83	3.69
21	46	3.27	4.00	1.13	1.53	1.66	1.08	3.83	3.76

La longueur de la tête a été prise du bout du museau à la ligne qui réunit les pointes extrêmes des opercules. Le rapport (2) qui nous montre combien de fois la longueur de la tête est contenue dans la longueur totale, oscille généralement, entre 3,2 et 3.5 avec une valeur moyenne de 3.35 ; chez le mâle il est légèrement plus faible, car il est le plus souvent compris entre 3,2 et 3,4, avec une valeur moyenne de 3,28.

La largeur de la tête a été prise dans le point où elle est le plus grande, c'est-à-dire vers le milieu du battant operculaire. Le rapport (3) nous permet de constater qu'elle est généralement comprise chez la femelle, entre 4 fois et 4 fois et quart ; chez le mâle, entre 3 fois trois quarts et 4 fois et un tiers dans la longueur totale du corps.

Dans les individus vivants, le rapport (3) est notablement plus grand que dans ceux qui sont conservés dans l'alcool ; il varie là entre 4,3 et 5,2. Ce fait peut tenir à une déformation que subit la tête dans les animaux conservés, ou à la difficulté qu'il y a toujours à mesurer, avec exactitude un animal vivant.

Dans le *L. bimaculatus* des deux sexes, la région operculaire porte un léger sillon vertical qui est produit par la saillie du muscle temporal (fig. 1 et 4). Ce sillon est toujours situé notablement en avant du milieu de l'espace qui sépare le bord postérieur de l'œil de la pointe postérieure de l'opercule. Nous verrons plus loin que chez le *L. microcephalus*, le muscle temporal n'est aussi faiblement développé que chez la femelle et le jeune mâle ; chez le mâle en voie de maturité sexuelle, il s'hypertrophie progressivement jusqu'à rendre la joue extrêmement saillante et arrondie (fig. 7 à 14).

Le rapport (4) donne lieu aux mêmes observations que le rapport (3).

Le rapport (5) est destiné à montrer que l'espace préorbitaire est toujours plus court que l'interorbitaire qui le contient de 1,1 fois à 1 fois et demie environ ; le contraire a lieu dans le *L. microcephalus* femelle où le préorbitaire est toujours plus grand que l'interorbitaire. Pour le mâle, de la même espèce, je renvoie à la description détaillée qui le concerne (p. 417).

Le rapport (6) met en évidence un fait que nous constaterons aussi chez le *L. microcephalus* c'est que le diamètre longitudinal de l'œil est plus grand chez le jeune que chez l'adulte. La série des mâles est surtout significative à ce point de vue, puisque le rapport (6) augmente presque progressivement du premier au dernier.

Ce fait avait déjà été constaté depuis longtemps par GUNTHER (**1861** p. 515) et plus récemment par FRIES, EKSTRÖM et SUNDEVALL (**1892** p. 302).

Le rapport (7) met en évidence le même fait, mais il montre en outre que dans les deux sexes du *L. bimaculatus*, le diamètre de l'œil diffère peu de la longueur du museau, puisque ce rapport est compris, chez l'animal conservé, entre 0,90 et 1,15.

Le museau de l'animal vivant est plus long que celui de l'animal conservé ; cette différence, que l'on peut constater sans aucune mensuration, est due à ce que l'animal en mourant rétracte notablement ses intermaxilaires. Le rapport (7) se trouve ainsi augmenté dans

une assez grande proportion. Dans les mâles 3, 4 et 5, ce rapport varie entre 1,37 et 1,50.

Outre sa brièveté, le museau du *L. bimaculatus* présente encore une importante différence de forme. Quand on mesure l'écartement angulaire de ses bords latéraux, on voit qu'il est compris entre 60° et 70° [1]. En outre ces bords sont raccordés en avant par une courbe à rayon relativement faible. On peut traduire cette conformation en disant que le museau du *L. bimaculatus* des deux sexes est court et arrondi seulement vers son extrémité (fig. 1 et 4); nous verrons que celui du *L. microcephalus* est au contraire, tronqué et largement arrondi (fig. 7, 8 et 10 à 13) (v. p. 419).

Le rapport (8) est rendu légèrement variable par les différences assez grandes que présente le diamètre de l'œil ; néanmoins, comme la largeur de la tête est très constante et identique dans les deux sexes, ce rapport reste sensiblement compris entre les valeurs 3 et 4.

Au contraire, dans le *L. microcephalus* mâle, la largeur de la tête augmente avec l'état de maturation sexuelle et la valeur du rapport (8) oscille entre 2,4 (très jeunes individus dont l'œil est très grand et la tête étroite) et 5,9 (animaux très adultes à joues très saillantes et à œil petit). La femelle présente au contraire, une remarquable constance du même rapport car ses temporaux restent toujours absolument rudimentaires.

Enfin, le rapport (9) fournit un excellent caractère pour la distinction des deux espèces.

Nous appelons ici longueur de la queue la distance qui sépare l'extrémité postérieure de la nageoire caudale de la ligne transversale située au niveau des aisselles des pectorales ; sa largeur est la largeur du corps prise au même niveau.

Les chiffres des deux séries B montrent que le rapport (9) varie ici de 3,3 à 4. Dans les deux séries A le même rapport oscille entre 3,85

[1] Sur l'animal vivant la grande saillie des lèvres diminue notablement la valeur de cet angle. La rétraction du museau dont il est parlé plus haut supprime en partie cette saillie dans l'animal conservé.

et 4,6. La même particularité se retrouve pour le *L. microcephalus* et si nous ne comparons par exemple que les mesures prises sur les animaux conservés, nous constatons que la largeur de la queue du *L. bimaculatus* est comprise trois fois un tiers à quatre fois dans sa longueur tandis que chez le *L. microcephalus* cette même largeur de la queue entre de cinq à six fois dans sa longueur. On peut traduire ce rapport d'une manière plus tangible en disant que chez le *L. bimaculatus* les faces latérales de la queue font entre elles un angle de 14° à 17°, tandis que chez le *L. microcephalus* cet angle varie de 9° à 12° (*cf.* les fig. 1 et 7, 4 et 13).

III. — Nombre des vertèbres

Le nombre des vertèbres a été trouvé de trente dans huit femelles mesurant de 28,5 à 42 mm. et de trente et une chez six ayant de 31,5 à 45,5 mm.

Chez le mâle nous avons trouvé trente vertèbres chez dix individus mesurant de 27 à 50,5 mm. et trente et une chez treize ayant de 22 à 52,5 mm.

IV. — Coloration de la femelle

La livrée de la femelle varie peu dans ses caractères essentiels ; nous décrirons d'abord celle qui nous a paru le plus typique puis nous indiquerons rapidement les faibles variations qu'elle présente. Quelle que soit d'ailleurs l'étendue de ces variations la couleur dominante est toujours le rouge ou le rose mélangé de jaune, plus ou moins atténué par la présence de chromatophores opaques et par la variation de l'étoilement des chromatophores rouges.

Nous examinerons successivement le système de coloration des parties suivantes :

A. — Face dorsale du corps et de la tête.

B. — Faces latérales du corps et de la tête.

C. — Face ventrale de la tête et du corps.

D. — Nageoires.

E. — Œil.

A. — Le système de coloration de la FACE DORSALE DU CORPS (fig. 1) est formé essentiellement par des chromatophores rouges de densité très variable. En de très nombreux points se présentant comme de pâles aires arrondies de diamètre variable, ces chromatophores manquent totalement ou sont très clairsemés; ces aires privées de pigment rouge sont transparentes et très joliment teintées de vert ou de bleu clair. Il résulte de cette disposition que le dessus du corps apparaît comme marbré de rouge et de vert très clair.

Mais la livrée dorsale présente constamment une autre complication très importante. En certaines régions les chromatophores rouges sont plus grands, plus nombreux et déterminent la formation de taches très constantes dans leur forme et leur disposition. Voici la description de ces taches.

Entre les yeux existe souvent une bande transversale claire, très variable : tantôt elle est large, formée de chromatophores blanc laiteux, très nettement limitée et plus ou moins lavée de bleu, tantôt au contraire elle s'atténue jusqu'à disparaître totalement. Immédiatement en arrière de cette bande interoculaire se trouve une première tache rouge grossièrement quadrilatère, transversale, occupant la région médiane de la tête et dont le côté postérieur est formé de deux courbes à convexité antérieure déterminant par leur rencontre médiane une pointe dirigée postérieurement (fig. 1).

En arrière de cette première tache s'en trouve une seconde en forme de V à ouverture antérieure : elle est située au niveau de l'insertion des pectorales.

Ces deux taches sont d'une remarquable constance; mais elles sont souvent rendues plus ou moins invisibles par la grande contraction des chromatophores qui les forment ou par l'envahissement des chromatophores blancs.

En arrière de ces deux taches principales s'en trouvent d'autres en forme de selle, également médianes et transversales dont l'étendue est d'autant plus faible qu'elles sont plus postérieures. Leur nombre est d'ailleurs variable; mais ne semble pas s'élever au delà de quatre.

En beaucoup de points les chromatophores rouges forment de petits amas dans lesquels la condensation est maximum au centre et diminue graduellement vers la périphérie; ces amas sont plus denses et plus nombreux dans les taches que nous venons de décrire que dans leurs intervalles.

Il faut encore mentionner que les espaces rouges formant des marbrures de même teinte, renferment aussi des chromatophores jaune d'or présentant souvent de très beaux reflets métalliques. Ces chromatophores sont naturellement beaucoup plus visibles dans les intervalles des taches rouges précédemment décrites et rehaussent très joliment la livrée de la face dorsale.

En avant de la bande blanche interoculaire on observe sur la FACE DORSALE DU MUSEAU une marbrure rouge à lacunes vert clair, identique à celle des régions situées entre les grandes taches dorsales. De chaque côté du museau, immédiatement en avant de chacun des yeux, des chromatophores rouges se condensent en une tache plus foncée allongée dans le sens antéro-postérieur (fig. 2).

La livrée de la face dorsale présente quelques variations. Examinons seulement les principales.

Le faible développement des chromatophores rouges peut donner une teinte presque uniforme à la face dorsale en supprimant presque complètement les taches rouges : il est rare cependant que ces taches ne réapparaissent pas avec leur forme typique lorsque l'étoilement des corps pigmentaires atteint son maximum.

Une autre cause de variation réside dans le grand développement que peuvent prendre les alvéoles vert clair; l'animal présente alors une marbrure extrêmement prononcée à très petits éléments.

Les chromatophores jaunes à reflet doré, sont aussi très inégalement développés dans les différents individus et leur présence augmente toujours l'opacité des régions qu'ils recouvrent.

Il peut arriver que le milieu de la face dorsale soit occupé par une bande opaque blanche ou jaune, élargie en avant, atténuée en arrière, étendue entre la région interoculaire et l'origine de la dorsale, cette

bande coupe en deux moitiés symétriques les taches médianes dorsales sur lesquelles elle passe. Quelquefois, au lieu d'une bande médiane, il y en a deux disposées symétriquement.

B.— Le système de coloration des FACES LATÉRALES DU CORPS ET DE LA TÊTE est d'une remarquable constance et *caractéristique du sexe.*

De chaque côté (fig. 2 et 3) la coloration du dos se prolonge vers le ventre en gardant son caractère marbré qui semble même s'accentuer. En outre les marbrures rouges se foncent et acquièrent une belle couleur pourpre ; mais ce qui est tout à fait caractéristique du sexe c'est que la région pourpre marbrée du flanc envoie du côté ventral 2 à 8 prolongements verticaux triangulaires, en forme de piliers dans lesquels la marbrure s'atténue ou disparaît même complètement par suite de l'absence d'aréoles claires, dépourvues de chromatophores pourpres.

La teinte jaune clair de la face ventrale pénètre entre les piliers pourpres latéraux et les sépare en formant des voussures à convexité dorsale (fig. 2 et 3). Si l'on considère maintenant l'animal par la face ventrale on voit que les piliers pourpres des deux ou trois premières paires se terminent librement en pointe arrondie dans la teinte claire ventrale (fig. 3) ; ceux des deux ou quatre paires qui viennent ensuite, sont à bords presque parallèles, puis s'élargissent de manière variable en arrivant sur la ligne médiane ventrale et là s'anastomosent entre eux, soit du même côté, soit seulement d'un côté à l'autre ; mais le plus souvent en donnant lieu à une bande médiane ventrale d'ailleurs très faiblement teintée en rose ; enfin les piliers des deux ou trois dernières paires s'anastomosent entre eux très largement d'un côté à l'autre (fig. 3).

Il résulte de ces dispositions, d'ailleurs assez variables dans le détail, que les voussures claires des trois ou quatre premières paires communiquent largement entre elles sur la face ventrale, tandis que celles qui se trouvent entre les piliers anastomosés d'un même côté du corps deviennent complètement isolées de leurs voisines. Enfin les voussures situées entre les piliers les plus postérieurs anasto-

mosés d'un côté à l'autre s'anastomosent elles aussi de la même manière.

Toutes ces dispositions se comprennent très facilement quand on examine les figures 2 et 3 qui représentent un même *L. bimaculatus* femelle vu par ses faces latérale et ventrale.

Il faut encore ajouter que le pilier le plus antérieur est généralement d'un pourpre beaucoup plus foncé que ceux qui le suivent, mais cela n'est pas absolument constant.

Enfin, dans les femelles très adultes, les voussures claires occupant les espaces laissés libres par les piliers pourpres présentent un éclat argenté dû à la présence de chomatophores faciles à distinguer sous la loupe.

La livrée des faces latérales du corps qui vient d'être décrite est absolument caractéristique de la femelle : elle permettra toujours de distinguer le sexe des animaux adultes ; mais cette livrée est aussi celle que l'on rencontre chez le jeune quel que soit son sexe : il n'y a alors de différence que dans la teinte moins foncée des piliers rouges et dans l'absence du reflet argenté des voussures qui séparent les piliers. Il résulte de là que le sexe des individus ayant moins de vingt millimètres de longueur ne peut être distingué que par la dissection.

Les mâles de cette taille sont encore loin de l'état de maturité sexuelle, cependant leur ocelle post-pectoral commence déjà à devenir reconnaissable.

Les FACES LATÉRALES DE LA TÊTE présentent, elles aussi, une livrée caractéristique. Chaque face porte trois bandes rouges orientées de haut en bas et d'avant en arrière, et séparées par de larges espaces clairs : la bande la plus antérieure, qui est quelquefois double, est sous oculaire, la moyenne est post-oculaire et la postérieure operculaire ; les deux dernières sont souvent marquées de marbrures claires ; toutes trois sont en continuité avec la teinte générale de la face dorsale de la tête (fig. 2).

Les voussures claires qui séparent les bandes rouges sont argen-

tées comme celles qui séparent les piliers rouges des faces latérales du corps. La teinte argentée de ces voussures a été omise sur la figure 2.

Les jeunes, jusqu'à environ 20 millimètres de longueur, qu'ils soient mâles ou femelles, possèdent les trois bandes rouges obliques que nous venons de décrire.

C.— La FACE VENTRALE DU CORPS a été décrite avec les faces latérales : nous n'avons donc plus qu'à examiner la FACE VENTRALE DE LA TÊTE.

Elle présente une livrée très simple qui a été exactement représentée dans la figure 3. Sur un fond très légèrement bleuté se détachent un petit nombre de taches rouges, très bien limitées, généralement ovales, ayant leur grand axe orienté dans le sens antéro-postérieur. Sur les côtés, on aperçoit les extrémités inférieures des taches de la région operculaire, orientées de la même manière.

Comme la coloration des faces latérales du corps et de la tête, celle de la face inférieure de la tête est commune au mâle mesurant moins de 20 millimètres et à la femelle. Dès que le mâle commence à acquérir ses caractères sexuels secondaires, le système de coloration de la face inférieure de sa tête se transforme en celui que nous décrirons comme caractéristique de son sexe.

D.— NAGEOIRES. Le système de coloration des nageoires n'offre rien de caractéristique au point de vue sexuel ; mais, il fournit, au moins en ce qui concerne les nageoires dorsale et anale, un précieux caractère pour la distinction des femelles des deux espèces que nous décrivons.

Les *pectorales* sont incolores ou lavées de rose clair, quelquefois leurs rayons les plus supérieurs présentent, à leur base, quelques chromatophores blanc opaque.

Les *ventouses* sont incolores.

La *dorsale et l'anale* présentent de nombreux chromatophores rouges disposés par petits groupes le long de leurs rayons et alternant avec des régions incolores. Chaque rayon présente ainsi

deux ou trois anneaux et ceux-ci sont disposés de telle sorte qu'ils forment sur l'ensemble de la nageoire un petit nombre de rangées parallèles au bord libre de la nageoire et interrompues par les membranes interradiaires (fig 2).

Cette livrée diffère notablement de celle que présentent les nageoires dorsale et anale du *L. microcephalus* femelle ou mâle jeune ; car il est impossible de confondre la tache antérieure très étendue (souvent verte mais souvent aussi marron plus ou moins rouge) que présentent les nageoires de ces animaux, avec la très petite tache rouge qui, chez le *L. bimaculatus*. se trouve à la base des deux premières membranes interradiaires de la dorsale et de l'anale (*cf.* fig. 2 et 9).

Les rayons de la *caudale* présentent de petits groupes de chromatophores rouges analogues à ceux des rayons de l'anale et de la dorsale. Quand ils sont disposés par bandes transversales régulières, ils donnent lieu sur la vue de profil à des taches rouges alternant avec des taches incolores.

E. — Œil. La partie interne hémisphérique du globe oculaire est couverte de chromatophores jaune cendré à éclat métallique, souvent mélangés de chromatophores rouges (fig. 1).

La partie externe, relativement aplatie du globe oculaire, est rouge et le pigment qui la couvre est condensé sous la forme de taches rayonnantes au nombre de trois à six, disposées plus ou moins régulièrement autour de la pupille et souvent plus distinctes dans la moitié ventrale de l'œil.

La pupille est entourée par un très joli liseré jaune vif à éclat métallique doré extrêmement prononcé.

La forme de la pupille est variable, généralement elle est régulièrement ovale comme cela a été représenté dans les figures 2 et 5 mais quelquefois elle présente, sur son bord antérieur, un angle plus ou moins vif analogue à celui que l'on rencontre dans l'œil du *L. microcephalus* et dans plusieurs autres espèces du genre (*L. Gouanii, Candollii*, etc).

En résumé, la livrée de la femelle est caractérisée par les trois points suivants :

1°) Présence sur les flancs de deux à cinq piliers rouges ou pourpres en continuité avec la teinte générale rouge marbrée latérale et dorsale, entre lesquels pénètre la teinte jaune clair ventrale sous la forme de 2 à 5 festons demi-circulaires à convexité dorsale et à éclat argenté :

2°) Présence de trois à quatre taches rouges obliques sur la face latérale de la tête séparées par des voussures à chromatophores argentés ;

3°) Présence de taches rouges nettement isolées et limitées, disposées d'une manière assez constante sur la face inférieure de la tête, et se détachant sur un fond achromatique ou légèrement bleuté.

V. — *Coloration du Mâle*

La livrée du mâle adulte est beaucoup plus variable que celle de la femelle.

Comme pour celle-ci nous décrirons, tout d'abord, le système de coloration le plus typique, puis nous ferons connaître ses principales variations.

Pour la clarté de l'exposé nous distinguerons les parties suivantes :

A. — Face dorsale du corps et de la tête.

B. — Faces latérales du corps et de la tête.

C. — Face ventrale de la tête.

D. — Nageoires.

E. — Œil.

A. — Dans les individus que nous considérons comme typiques, le système de coloration de la FACE DORSALE DU CORPS ET DE LA TÊTE est identique à celui que nous avons décrit chez la femelle ; mais il subit beaucoup d'importantes variations que nous énumérerons à la fin du présent paragraphe.

*B*¹.— Le système de coloration de la FACE LATÉRALE DU CORPS du mâle adulte est éminemment caractéristique. Il dérive de celui de la femelle.

ce qui ne doit pas nous étonner, puisque nous savons que la livrée tout entière de cette dernière est calquée sur celle du jeune encore privé de ses caractères sexuels secondaires.

Quand on examine un jeune mâle qui commence à acquérir sa livrée typique on constate que sa face abdominale se couvre d'une pigmentation rouge plus ou moins foncée qui s'insinue dans les voussures jaune pâle des flancs, mais sans les combler entièrement et en réservant un étroit liseré qui sépare la pigmentation dorsale de la pigmentation ventrale.

Bien avant l'acquisition de cette pigmentation ventrale la paire la plus antérieure de piliers rouges subit une hypertrophie considérable, s'élargit, s'arrondit et acquiert une teinte pourpre presque noire. L'étroite bande jaune réservée par l'envahissement de la pigmentation abdominale lui forme un cadre incomplet dorsalement, qui contribue puissamment à faire ressortir sa teinte pourpre foncé. C'est ainsi que prend naissance l'ocelle post-pectoral qui a fait donner au *L. bimaculatus* son nom spécifique, et que tous les auteurs ont décrit en le donnant, tantôt comme absolument constant et rigoureusement caractéristique de l'espèce, tantôt comme variable et pouvant manquer totalement (fig. 5 et 6).

L'ocelle pectoral est bien réellement d'une constance absolue : mais il n'existe que chez le mâle et sa présence seule suffit pour qu'on puisse affirmer avoir affaire à un *L. bimaculatus* de ce sexe.

Si l'ocelle pectoral est absolument constant chez le mâle, il présente, néanmoins, un certain nombre de variations que nous allons rapidement passer en revue.

Il arrive fréquemment que le liseré jaune clair se complète dorsalement et entoure complètement la tache pourpre ; mais il arrive aussi que ce liseré soit envahi ventralement par la pigmentation abdominale et par suite interrompu de ce côté.

L'ocelle post-pectoral peut être double d'un côté et simple de l'autre : il peut aussi être double des deux côtés. Le second ocelle peut être formé par le second pilier pourpre avec atrophie plus ou

moins complète de la voussure qui les sépare ou par le pigment abdominal hypertrophié développé dans la voussure qui précède ou qui suit l'ocelle principal. Les taches pourpres des ocelles doubles peuvent rester distinctes ou bien confluer plus ou moins complètement ; elles peuvent aussi entrer en contact avec le pigment rouge environnant par suppression partielle du liseré jaune clair qui les limite.

Les taches rouges des flancs situées en arrière de l'ocelle sont toujours beaucoup moins foncées en couleur que cet ocelle lui-même ; elles dépendent alternativement des deux pigmentations ventrale et dorsale. En même temps que l'ocelle se différencie, ces taches subissent diverses modifications. Les dorsales peuvent entrer en connexion avec la pigmentation ventrale et les ventrales en connexion avec la pigmentation dorsale ; au lieu de cela elles peuvent les unes et les autres se trouver séparées de la plage dont elles dépendent par un rameau du liseré jaune clair que l'on sait.

Par suite de ces diverses modifications, on trouve chez l'adulte, en arrière de l'ocelle post-pectoral simple ou double une série plus ou moins longue de bandes verticales pourpre, alternant avec des bandes également verticales, mais plus étroites et jaune clair (fig. 5 et 6). Les bandes pourpres peuvent être complètement entourées par le liseré clair et former ainsi des îlots en forme d'ocelles ; mais le liseré clair peut aussi se dissocier en petites plages de forme variable, plus ou moins nombreuses.

Dans certains individus la pigmentation rouge des flancs acquiert un développement tellement considérable qu'on ne distingue plus dans cette région que quelques rares lignes jaune clair verticales plus ou moins dissociées, au milieu d'une très forte pigmentation rouge. Cependant cette pigmentation n'envahit jamais complètement le liseré de l'ocelle post pectoral et celui-ci reste toujours parfaitement reconnaissable.

Les étroites bandes jaune clair, derniers vestiges des voussures claires du jeune, présentent l'éclat argenté dont nous avons constaté la présence sur les voussures claires de la femelle.

B^2. — La FACE LATÉRALE DE LA TÊTE est complètement pigmentée de rouge; mais les individus à livrée typique portent sur l'opercule deux bandes plus foncées formées de chromatophores de plus grand diamètre et séparées par une bande plus claire. Ces bandes, orientées toutes deux d'avant en arrière et du dos vers le ventre, sont situées, l'une en arrière, l'autre au-dessous et en avant de l'œil. On voit que la coloration de la région operculaire du mâle adulte diffère de celle de la femelle par l'absence de taches claires à éclat argenté. Chez celui-ci ces taches sont envahies par le pigment rouge, mais restent cependant presque toujours un peu plus claires que les parties avoisinantes (fig. 5).

La face latérale du museau est teintée de rouge pourpre comme chez la femelle et la ligne qui limite dorsalement cette tache se trouve dans le prolongement de celle qui limite la tache operculaire; cette ligne est donc interrompue par l'œil et le coupe à peu près suivant son diamètre antéro-postérieur (fig. 5).

C. — La FACE VENTRALE DE LA TÊTE du mâle adulte présente, comparée à celle de la femelle, une différence de même ordre que sa face latérale. Le pigment rouge qui la recouvre n'est pas réparti en taches rigoureusement limitées, séparées par des espaces achromatiques comme chez la femelle; mais couvre presque uniformément toute la face inférieure de la tête en ne formant pour ainsi dire qu'une tache rouge unique qui dans certains exemplaires est finement marbrée (fig. 6).

D. et *E.* — La coloration des NAGEOIRES et des YEUX ne diffère en rien de ce qu'elle est chez la femelle. Chez certains individus très fortement pigmentés, on constate que quelques chromatophores rouges occupent la partie centrale de chacune des deux ventouses.

Après cette description détaillée de la livrée typique du mâle, nous pouvons passer rapidement en revue ses variations principales.

1) Lorsque les lacunes bleutées transparentes privées de pigment rouge se multiplient outre mesure, la livrée devient extrêmement

marbrée et cette marbrure envahit non seulement la face dorsale de la tête et du corps, mais encore les faces ventrale et latérales de la tête et même les faces latérales du corps. Elles dissocient les lignes verticales argentées qui séparent primitivement les taches rouges et ne laissent quelquefois intact que l'ocelle post-pectoral caractéristique de l'espèce.

2) Dans d'autres cas, la variation provient non d'une diminution du pigment rouge, mais au contraire de sa très grande augmentation. La face dorsale devient alors uniformément rouge pourpre avec quelques indications plus ou moins vagues du système des taches médianes typiques qui ne se précisent que lorsque les chromatophores se contractent beaucoup.

La face ventrale de la tête est aussi fortement teintée que la face dorsale du corps et ses faces latérales peuvent devenir uniformément rouges sans aucune trace de la bande claire sous oculaire.

Enfin, les faces latérales du corps sont à ce point envahies par le pigment rouge que c'est à peine si l'on reconnaît, en arrière de l'ocelle post-pectoral toujours présent, quelques points blancs derniers vestiges du liseré argenté séparant originairement les deux pigmentations dorsale et ventrale.

3) Quelquefois, les individus presque uniformément rouges que nous décrivons présentent sur la ligne médiane dorsale une bande jaune ou blanche, opaque, entière ou divisée en plusieurs fragments situés les uns derrière les autres.

Cette bande médiane se rencontre aussi dans les individus à coloration dorsale typique ; elle coupe en deux leurs taches médianes dorsales ou bien ne se développe que dans leurs intervalles. Ailleurs on rencontre non pas une bande médiane, mais deux bandes dorsales disposées symétriquement et commençant au niveau de l'insertion des pectorales.

4) Lorsque les chromatophores blancs se développent en grand nombre on observe une livrée qui dans certains cas peut rendre méconnaissable l'animal qui la possède.

Dans le cas le plus curieux, la face dorsale tout entière devient blanc opaque et est parsemée de petites lacunes arrondies, bleues ou violettes entre lesquelles court souvent un joli réseau de chromatophores roses ou vermillon du plus bel effet.

Les chromatophores blanc opaque n'envahissent ni la face inférieure de la tête ni ses faces latérales, ni même les faces latérales du museau ; ces parties restent rouges et la teinte blanche de la face dorsale de la tête s'arrête net vers le milieu de la joue pour faire place à la teinte rouge pourpre de sa face ventrale ; la ligne de démarcation de ces deux teintes, si franchement opposées, coupe l'œil à peu près suivant son diamètre horizontal et l'animal semble ainsi avoir trempé la moitié ventrale de sa tête franchement blanche dans un liquide fortement coloré en rouge.

5) La teinte opaque dorsale que nous venons de décrire n'a pas toujours l'aspect du lait ou du blanc de céruse que nous lui avons attribuée, elle peut devenir jaune d'or à reflets métalliques comme le globe de l'œil ou encore virer au gris perle, ou même au bleu et alors être plus ou moins marbrée.

6) Enfin la teinte opaque qui s'est substituée au rouge de la livrée typique peut se localiser et affecter plus fortement certains points tels que les intervalles des taches dorsales qui redeviennent alors très visibles, ou encore la ligne médiane dorsale. Il est rare d'ailleurs que les taches dorsales les plus typiques (taches post-oculaire et tache en V) n'apparaissent pas, au moins par instants à l'état plus ou moins effacé, chez les individus même les plus éloignés de la livrée rouge typique[1].

En résumé si nous laissons de côté les variations multiples qui viennent d'être décrites on peut dire que la livrée du mâle diffère de celle de la femelle par trois points :

[1] Le pigment rouge du *L. bimaculatus* est très soluble dans le formol, aussi les pièces conservées dans ce liquide deviennent-elles complètement incolores. L'alcool à 70° le dissout moins fortement et si l'on a soin de placer ses pièces dans un volume limité de ce liquide en évitant de le renouveler quand il se teinte légèrement en rose, on peut parvenir à préserver de la dissolution une grande partie de leur pigment rouge.

1° La présence absolument constante de l'ocelle pourpre post-pectoral simple ou double plus ou moins complètement cerné de jaune clair argenté;

2° L'absence d'aires argentées privées de chromatophores rouges sur la face latérale de la tête;

3° La présence sous la tête d'une pigmentation rouge continue quelquefois marbrée mais jamais séparée en taches isolées.

VI. — *Orifices des narines.*

L'orifice nasal antérieur est muni d'un tube sans tentacule dont la longueur équivaut environ à la moitié du diamètre vertical de la pupille (fig. 2 et 5).

L'orifice nasal postérieur présente lui aussi un tube mais ce tube est extrêmement court et ne lui forme qu'une petite margelle très peu saillante qui mesure à peine le ciquième de la longueur du tube de l'orifice antérieur.

Dans leurs descriptions du *L. bimaculatus*, Düben et Koren (**1846**, p. 110) disent en parlant des narines postérieures de ce petit poisson : » Immédiatement en dedans de celles-ci apparaît encore une petite » ouverture ronde (probablement un petit tube muqueux) et en » dedans des narines antérieures on peut même ordinairement voir » deux petits orifices. »

Fries Ekström et Sundevall (**1892**, p. 302) en décrivant les narines de la même bête écrivent : « ... the posterior with a small muci- » ferous pore beside it, the anterior alone with a slightly raised, » tubular margin but without any lobate appendage. »

Le petit pore mucifère annexé à la narine postérieure existe en effet sur le côté interne de l'orifice de celle-ci, il correspond au canalicule de la ligne latérale qui occupe l'intervalle séparant le tube osseux du frontal principal de celui du turbinal : mais il n'est pas particulier au *L. bimaculatus*, je l'ai figuré (**1888**, pl. XXIX, fig. 1, n° 5) dans le *L. Gouanii* et il occupe la même position dans les *L. microcepha-*

lus, Candollii et *Wildenowii*. Je l'ai figuré aussi dans une espèce du genre *Gobiesox* de la côte occidentale des États-Unis le *G. reticulatus* Jordan (1888, pl. XXIX, fig. 4); il existe également dans le *G. rhessodon* Rosa Smith des mêmes parages. Dans ces deux formes ce petit orifice mucipare est situé au niveau du bord antérieur de la narine postérieure ou même un peu en avant de ce bord. Enfin dans le *Caularchus maeandricus,* que je dois à l'amabilité de M. le Professeur John O. Snyder de la Leland Stanford University, le même orifice mucipare se retrouve également ; il est encore situé en dedans mais en outre un peu en avant de la narine postérieure.

Quant aux orifices signalés par Düben et Koren en dedans des narines antérieures ce sont les deux pores qui terminent antérieurement les deux canaux de la ligne latérale traversant d'arrière en avant les os turbinaux. Comme les précédents ils ne sont pas particuliers au *L. bimaculatus* mais se retrouvent dans les *L. microcephalus, Candollii, Gouanii* et *Wildenowii* ainsi que dans les deux genres exotiques précédemment cités.

Chez les *L. bimaculatus* et *microcephalus* ils sont un peu en avant et un peu en dedans de la narine antérieure.

Chez les *L. Candollii* et *Gouanii* ils sont situés immédiatement en avant de la narine antérieure (1888, pl. XXIX, fig. 1, nº 4) tandis que chez les *Gobiesox* et *Caularchus* ils sont reportés au voisinage de la lèvre supérieure et l'orifice muqueux qui, dans ces animaux se trouve en dehors de la narine antérieure, appartient au système de canalicules contenus dans l'os sous-orbitaire (1888, pl. XXIX, fig. 4, nº 4).

VII. — Dentition

Femelle. — L'*intermaxillaire* porte une rangée de fortes dents pointues légèrement convexes en dehors qui commence au niveau de la symphyse pour se terminer à une petite distance de l'extrémité postérieure du bord antéro-externe de cet os.

Ces dents sont toutes sensiblement de même taille, c'est-à-dire

qu'aucune d'elles ne prend un développement permettant d'admettre ici l'existence de canines. En arrière de cette rangée de fortes dents et au niveau de sa moitié interne se trouve un groupe de dents beaucoup plus petites disposées sans ordre apparent.

Le *dentaire* est muni d'une rangée de dents pointues, recourbées, peut-être un peu plus développées que celles que porte l'intermaxillaire[1]. Les dents qui occupent la région médiane de cette rangée sont les plus fortes; mais là encore, aucune dent ne mérite le qualificatif de canine.

En arrière de cette rangée et localisée au niveau de sa partie tout à fait interne on voit un groupe de toutes petites dents pointues analogues à celles que porte l'intermaxillaire.

Male. — La dentition est variable. Dans quatre animaux adultes de 29 à 39.5^{mm} et dans quatre de 40,5 à 45^{mm}, j'ai rencontré la même disposition que chez la femelle; mais d'autre part un individu ne mesurant que 40^{mm} possédait des canines aux deux mâchoires; sa dentition mérite une courte description.

Vers le milieu de la rangée de dents de l'*intermaxillaire* l'une de ces dents est beaucoup plus développée que les autres, extrêmement pointue et fortement recourbée en dedans; en outre la première ou les deux premières dents venant après la symphyse sont plus longues que les autres, légèrement proclives et tranchantes comme des incisives.

Sur le *dentaire*, au tiers antérieur de sa rangée de dents, se trouve une canine aussi développée que celle de l'intermaxillaire et immédiatement en avant de celle-ci, une autre dent caniniforme mais notablement moins forte. Enfin les deux ou trois premières dents voisines de la symphyse sont beaucoup plus longues que les suivantes, tout à fait proclives et encore plus tranchantes que les incisives de la mâchoire supérieure.

[1] Il est impossible d'étudier avec soin des dents aussi petites que celles que nous décrivons ici sur l'animal entier il faut de toute nécessité isoler les os qui portent les dents par la potasse, la coction ou tout autre procédé.

Dans l'intérieur de la cavité buccale les pharyngiens supérieurs et inférieurs sont les seuls os qui portent des dents.

VIII. — *Orifices sexuels*

Dans les deux sexes on trouve en arrière de l'anus une papille conique. Cette papille est identique à celle que l'on rencontre chez les *L. Goüanii* et *Candollii* et on peut lui appliquer les lignes suivantes que j'extrais de l'une de mes notes préliminaires (**1901**, p. 251).

» Chez le mâle le canal éjaculateur passant au-dessous du canal
» de l'urèthre va, comme ce dernier, s'ouvrir à l'extrémité de la
» papille uro-génitale. Chez la femelle, le canal commun résultant
» de la soudure des deux oviductes, s'ouvre en avant de la base de la
» papille et perce la partie tout à fait terminale de la paroi dorsale
» du rectum; par suite, l'orifice génital ne peut être aperçu que si l'on
» écarte les lèvres plissées de l'anus, de telle sorte qu'il y a là un
» véritable cloaque recto-génital peu profond. L'anus est donc ici en
» réalité un orifice cloacal et la papille, au sommet de laquelle ne
» s'ouvre que le canal de l'urèthre, est purement urinaire et nulle-
» ment génitale [1] ».

La papille uro-génitale du mâle est trois fois ou même plus de trois fois aussi longue que le tube de sa narine antérieure; la papille urinaire de la femelle ne mesure guère que deux fois cette longueur. Ces proportions sont d'ailleurs difficiles à vérifier avec exactitude, même sur les animaux fraîchement tués; aussi, sur les pièces conservées où la papille se rétracte et où les tubes olfactifs sont fort difficiles à mesurer, ne peut-on compter sur ce caractère pour distinguer le sexe avec quelque certitude.

[1] Dans mes Recherches sur les Lepadogasters (**1889**), trompé par le terme consacré de « papille uro-génitale », j'ai, sans contrôler le fait, étendu faussement à la femelle la disposition observée chez le mâle.

IX. — *Ponte.*

On sait depuis longtemps que le *L. bimaculatus* colle sa ponte sur la face interne des coquilles vides et que le mâle garde les œufs dont il est le père. A Roscoff la saison de la reproduction commence en avril et prend fin en août. Le *L. bimaculatus* pond très bien en captivité comme j'ai pu m'en convaincre à Roscoff à deux reprises différentes en 1903 et en 1904.

Les œufs adhèrent à la coquille qui les porte par l'intermédiaire d'un appareil fixateur qui ne diffère par rien d'essentiel de celui des autres espèces du genre et en particulier de celui du *L. microcephalus*.

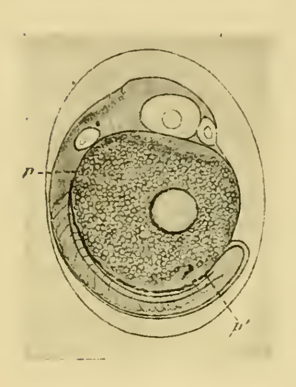


Fig. I. — Œuf de *L. bimaculatus*, *p*, extrémité antérieure et *p'* extrémité postérieure de la ligne pigmentaire occupant le bord ventral de l'embryon. D'après Cunningham (1896, p. 90, fig. 41).

La figure 11 pl. XXXII et les figures 1, 2 et 3 pl. XXXIII de mes *Recherches sur les Lepadogasters* (1889) données comme se rapportant à l'œuf du *L. bimaculatus* concernent en réalité celui du *L. microcephalus*.

Je reproduis ici une figure que j'emprunte à Cunningham (1896 p. 90, fig. 41) et sur laquelle on distingue dans le sillon formé par le tronc et la masse vitelline une ligne de chromatophores (*p p'*). Une ligne semblable existe de chaque côté de l'embryon et cette disposition diffère notablement de celle que l'on remarque sur l'embryon du *L. microcephalus*. La comparaison de la fig. I avec les figures VI et VII montre que le pigment n'apparaît pas du tout de la même manière dans les mbryons des deux espèces.

Les figures VI et VII du présent mémoire p. 440 et 441 sont les reproductions photographiques des figures 4 et 5 pl. XXXIV du travail cité plus haut (1889). Ces figures, ainsi que les fig. 6, 7 et 8

(même planche) et 8 (pl. XXXV), ne se rapportent nullement au *L. bimaculatus*, comme je l'affirmais en 1889, mais bien au *L. microcephalus*.

X. — Appareil génital mâle.

Le testicule est une petite glande cylindrique à extrémité antérieure arrondie, légèrement aplatie dorso-ventralement et deux à quatre fois plus longue que large : son bord interne est droit ou légèrement concave, l'externe souvent découpé en larges lobules peu nombreux et très peu saillants (fig. II, *t*).

A son extrémité postérieure le testicule donne naissance à un étroit canal déférent extrêmement court qui se dilate aussitôt en une énorme vésicule séminale (*v s*) plus ou moins fusiforme quand elle commence à se remplir de sperme ; mais qui devient absolument ovoïde ou presque sphérique quand elle est bien gonflée par la semence.

Fig. II. — Appareil génital d'un *L. bimaculatus* ♂ de 41 millimètres de longueur peu de temps avant la complète maturité sexuelle *p*, paroi du corps ; *pug*, papille uro-génitale ; *r*, extrémité postérieure des reins ; *ng*, rein gauche coupé un peu en avant des testicules ; *t*, testicule droit ; *v*, vessie urinaire ; *vs*, canal déférent renflé en vésicule séminale fusiforme. A l'époque de la parfaite maturité, cette vésicule devient presque sphérique. Gross. 10 diamètres.

De cette vésicule séminale part un canal éjaculateur qui, après un court trajet, s'anastomose avec son symétrique. Le canal ainsi constitué pénètre bientôt dans la papille uro-génitale (*pug*) qu'il parcourt dans toute sa longueur, ventralement par rapport au canal de l'urèthre.

La description qui précède se rapporte à l'animal en état de reproduction.

Chez le jeune (17 mm.) le testicule (fig. III, *t*) est presque aussi large que long et les lobules qui le constituent sont déjà en partie indiqués.

Un peu plus tard (25 mm.) le testicule (fig. IV, *t*) s'allonge, et acquiert bientôt la forme qu'il présente chez l'adulte.

XI. — *Reins.*

Je ne m'appesantirai pas longuement sur le rein puisque j'ai l'intention de publier bientôt un mémoire détaillé sur cet organe. Je me bornerai à rappeler les différences qu'il présente suivant le sexe.

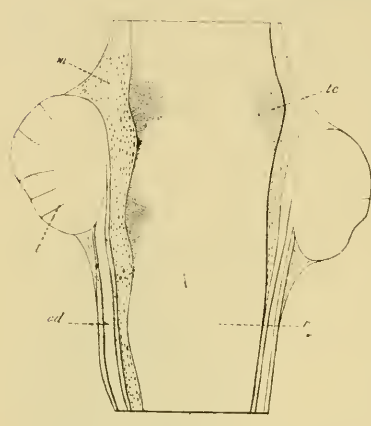


Fig. III. — Testicules d'un *L. bimaculatus* de 19,5 mm. de longueur; *cd*, partie antérieure du canal deférent; *m*, mésorchium; *r*, rein; *t*, testicule; *tc*, peloton formé par un *tubuli contorti* mésonéphrétique. Gross. 45 diamètres.

Le rein du *L. bimaculatus*, comme celui des *L. Gouanii* et *Wildenowii* mais contrairement à celui des *L. microcephalus* et *Candollii*, possède des *tubuli contorti*; c'est sur ces organes que portent les différences que l'on relève entre les reins des deux sexes.

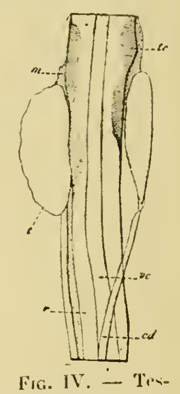


Fig. IV. — Testicules d'un *L. bimaculatus* de 25 mm. de longueur. Les lettres ont la même signification que dans la figure III, *vc*, veine cardinale. Gross. 20 diamètres.

Chez la *femelle* (**1902** *a*, p. 204; **1902** *b*, p. 165) les pelotons que forment les *tubuli contorti* sont au nombre de cinq à huit de chaque côté. Chaque peloton forme une masse mesurant 0 mm. 1 à 0 mm. 15 de largeur sur 0 mm. 15 à 0 mm. 3 et même 0 mm. 4 de longueur. Cet organe se traduit sur le profil du rein par une légère saillie arrondie d'importance variable.

Chez le *mâle*, (**1902** *a*, p. 206; **1902** *b*, p. 167) dont les glandes génitales sont au repos, les pelotons rénaux varient beaucoup dans leur développement mais sont toujours plus volumineux que ceux

de la femelle; ils déterminent par suite sur le profil horizontal du rein des saillies plus fortes que chez celle-ci.

Chez le mâle en état de reproduction le rein est absolument méconnaissable (**1902** *a*, **1902** *b*, fig. 3); ses pelotons subissent une hypertrophie colossale ; leur largeur atteint ordinairement 2 mm. descend rarement à 1 mm. 5 mais peut aller jusqu'à 3 mm. La lumière de leurs canalicules s'accroît dans les mêmes proportions.

La longueur des pelotons subissant le même accroissement que leur largeur, ceux-ci, s'accolent souvent plus ou moins complètement d'avant en arrière ce qui donne au rein un aspect compact caractéristique et surtout une largeur démesurée.

L'hypertrophie atteint de la même manière la troisième dimension (dorso-ventrale) du rein et elle devient telle que la face ventrale de cet organe doit s'excaver profondément dans sa région postérieure pour laisser une place à l'appareil génital situé immédiatement au-dessous de lui.

Le rein du *L. microcephalus* est complètement privé de pelotons mésonéphrétiques et par suite bien différent de celui du *L. bimaculatus*; c'est même cette différence essentielle qui m'a conduit à la distinction des deux espèces qui font l'objet de ce mémoire.

XII. Différences sexuelles.

Les différences sexuelles externes constantes affectent :

1°) Le système de coloration pour lequel je renvoie aux chapitres IV et V et aux résumés qui les terminent (pages 378 et 383).

2°) La papille post-anale, qui chez la femelle est purement urinaire en raison de l'existence d'un cloaque recto-génital et qui en outre est plus courte que la papille uro-génitale du mâle.

Les différences sexuelles internes n'affectent, outre les organes génitaux, que le rein dont la variation est résumée dans le précédent chapitre.

XIII. — Synonymie

Bimaculated Sucker, Pennant (Ed. 1776, p. 397. pl. XXII). (Ed. 1812, p. 182, pl. XXV); Montagu (1804, p. 294).

Cyclopterus bimaculatus, Bonnaterre (1788, p. 29, pl. LXXXVI); Walbaum-Artedi (1792, p. 490); Lacépède (1800, vol. II, p. 67); Linnaeus-Turton (1800-06, p. 907); Bloch-Schneider (1801, p. 199); Montagu (1809, p. 92); Shaw (1804, vol. V, p. 398); Donovan (1806, pl. LXXVII); Turton (1807, p. 115).

Lepadogaster ocellatus, Risso (1810, p. 74); Guichenot (1850, p. 109).

Lepadogaster Desfontanii, Risso (1826, p. 275, fig. 39); Plucar (1846, p. 25); Sassi (1846, p. 144); Nardo (1860, p. 79 et 97); Perugia (1866, p. 15); Trois (1875, p. 26); Cocco (1886, p. 28); Facciola (1887, p. 3).

Gobiesox bimaculatus, Cuvier (1798, vol. II, p. 226); (1829, vol. II, p. 345); Swainson (1839, vol. II, p. 339); White (1851, p. 108).

Lepadogaster bimaculatus, Fleming (1828, p. 190); Thompson (1835, p. 82); (1856, p. 212); Jenyns (1835, p. 470); Yarrel (Ed. 1836, II. p. 268); (Ed. 1841, II, p. 363); (Ed. 1859, p. 339); Templeton (1837, p. 412); Hamilton (1843, p. 403); Bonaparte (1846, p. 65); Brisout de Barneville (1846, p. 281); Düben et Koren (1846, p. 109, fig. 7, pl. III); Costa (1850, p. 7); Nilsson (1853, p. 241); Gunther (1861, p. 514); Hughes (1864, p. 9.131); Smith (1866, p. 143); Steindachner (1868, p. 686); Collet (1875, p. 90); (1885, p. 73); (1897, p. 13); Gervais et Boulart (1877, p. 244, fig. 1 et 2); Moreau (1881, p. 361); (1892, p. 477); Day (1880-84, p. 192, fig. 3, pl. LVII); Faber (1883, p. 208); Kent (1884, p. 55); Storm (1884, p. 26); Hilgendorf (1888, p. 210); Lo Bianco (1888, p. 436); Holt (1888-92, p. 447, fig. 1-7, pl. XLVII); Guitel (1889, p. 20, 22, 150); (1902, *a* p. 203); (1902 *b*, p. 164); (1903, p. XCV); Brook (1889, p. 165, fig. 1); Malard (1890, p. 97); Lilljeborg (1891, p. 739); Buckley et Harvie-Brown (1891, p. 278); Fries, Ekström et Sundevall (1892.

p. 302, fig. 75); CARUS (1889-93, p. 690); GADEAU DE KERVILLE (1894, p. 114); (1896, p. 432); CUNNINGHAM (1896, p. 90, fig. 41); M'INTOSH (1897, p. 252); PARONA (1898, p. 367); SICHER (1898, p. 53); GRIEG (1899, p. 12); SCOTT (1900, p. 279); GRIMM (1902, p. 200).

Mirbelia Desfontainii, CANESTRINI (1864, p. 207, fig. 5 et 6, pl. III); (1867, p. 187); NINNI (1870, p. 74); DODERLEIN (1876, p. 50); STOSSICH (1880, p. 24); KOLOMBATOVIC (1880-81, p. 15); (1882, p. 37); (1885-86, pl. XIII); PERUGIA (1881, p. 31).

Doubly spotted sucker, COUCH (1877, p. 198, pl. CVIII, fig. 1).

Mirbelia bimaculata, GIGLIOLI (1880, p. 93).

XIV. — *Diagnose*

Caractères externes

NAGEOIRES. — La dorsale et l'anale sont nettement séparées de la caudale. Le premier rayon de l'anale est, dans la majorité des cas (90 % chez la ♀, 81 % chez le ♂) *situé au-dessous ou en arrière du troisième rayon de la dorsale*. Dans les autres cas (10 % chez la ♀, 19 % chez le ♂) le premier rayon de l'anale s'avance au-dessous de la deuxième membrane interradiaire de la dorsale, mais n'atteint jamais le niveau du deuxième rayon de cette nageoire.

Le rapport que l'on obtient en divisant la longueur de l'espace interanal par la longueur de l'anale, oscille généralement entre 1,25 et 1,55, mais il peut descendre à 1,00 et s'élever jusqu'à 1,75.

La formule des rayons de la dorsale et de l'anale est : D. 4 à 7 ; A. 4 à 6.

La dorsale compte souvent un ou même quelquefois deux rayons de plus que l'anale : mais, le contraire n'arrive jamais. Souvent aussi les deux nageoires possèdent le même nombre de rayons.

Le nombre de rayons de la pectorale varie de 20 à 23 chez la ♀ : de 21 à 26 chez le ♂.

La formule de la caudale est

$$3 \text{ à } 4 + 6 \text{ à } 8 + 6 \text{ à } 8 + 2 \text{ à } 3$$ [1]

le nombre total de ses rayons oscille entre 18 et 21.

Proportions. — La longueur totale de la tête est contenue 3,1 à 3,5 fois dans la longueur du corps.

La largeur de la tête est contenue de 1,1 fois à 1,3 dans sa propre longueur et de trois fois et trois quarts à quatre fois et un tiers dans la longueur totale du corps.

Ces deux derniers rapports ont été pris sur des animaux conservés dans l'alcool ; ils sont un peu plus grands sur le vivant ; le premier peut s'élever alors jusqu'à 1,6 et le second jusqu'à 5.2.

L'espace préorbitaire est plus court que l'interorbitaire qui le contient de 1,1 à 1,5 fois environ ; il est à peu près égal au diamètre longitudinal de l'œil qui y est contenu 0.9 à 1.15 fois.

Le diamètre longitudinal de l'œil est, toutes proportions gardées, plus grand chez le jeune que chez l'adulte ; comparé à l'espace interorbitaire il y est contenu de une fois à une fois et deux tiers suivant la taille des animaux.

Le diamètre longitudinal de l'œil est contenu de trois à quatre fois dans la largeur de la tête.

La largeur de la queue au niveau des aisselles des pectorales est comprise de 3,3 à 4 fois dans sa propre longueur : cela donne pour l'angle des faces latérales de cet organe une valeur de 14° à 17°.

Sur l'animal conservé l'écartement angulaire des bords latéraux du museau est compris entre 60° et 70° ; le museau est court et arrondi seulement près de son extrémité.

Coloration. — La teinte générale est le rouge, marbré ou non de jaune pâle, devenant chez quelques mâles. blanc de lait plus ou moins rosé, bleuté ou jaune d'or clair.

[1] Les chiffres extrêmes se rapportent aux petits rayons simples dorsaux (côté gauche) et ventraux (côté droit) ; les chiffres médians aux rayons articulés dorsaux et ventraux.

La femelle se distingue nettement par l'absence de l'ocelle pectoral considéré jusqu'ici comme caractéristique de l'espèce. Sur ses flancs s'observent deux à cinq piliers rouges ou pourpres en continuité avec la teinte générale rouge latérale et dorsale. Entre ces piliers, dont l'antérieur est souvent de beaucoup le plus foncé en couleur, pénètre la teinte jaune clair de la face ventrale qui forme là de 2 à 5 festons demi-circulaires à convexité dorsale présentant un éclat argenté.

Sur la face latérale de la tête sont trois à quatre taches rouges obliques séparées ventralement par des voussures argentées mais continues dorsalement avec la teinte générale de la tête.

Sous la tête se trouvent des taches rouges nettement limitées, jamais confluentes, se détachant sur un fond légèrement bleuté.

Le *mâle* possède toujours d'une manière absolument constante, en arrière de la pectorale, une tache pourpre simple ou double, plus ou moins complètement cernée de jaune clair argenté.

Les faces latérales de sa tête sont dépourvues des voussures jaune clair argenté sans chromatophores rouges que possède la femelle.

La face ventrale de la tête porte une pigmentation rouge continue quelquefois marbrée, mais jamais divisée en taches isolées.

Narines. — L'orifice nasal antérieur est muni d'un tube sans tentacule dont la longueur équivaut à la moitié du diamètre vertical de la pupille ; le postérieur n'a qu'une margelle extrêmement peu saillante qui mesure à peine le cinquième de la longueur du tube de l'orifice antérieur.

Dentition. — L'intermaxillaire et le dentaire portent chacun une rangée unique de dents pointues presque égales. En arrière de chacune de ces rangées de dents, se trouve un groupe de dents pointues mais beaucoup plus petites que les autres. Sur le dentaire ce groupe est localisé tout près de la symphyse, il est un peu plus étendu sur l'intermaxillaire.

Rarement chez le mâle adulte on observe sur l'intermaxillaire une

canine et sur le dentaire deux canines (l'antérieure moins forte) très aiguës et fortement développées.

Papille urinaire. — La papille uro-génitale du mâle est trois fois ou un peu plus de trois fois plus longue que le tube de sa narine antérieure.

La papille urinaire de la femelle est seulement environ deux fois aussi longue que ce tube.

Caractères internes

Vertèbres. — Le nombre des vertèbres en comptant la dernière est de trente à trente et une.

Appareil génital mâle. — La vésicule séminale est fusiforme, ovoïde ou presque sphérique dans le mâle adulte. Jamais elle n'affecte la forme d'un tube ployé sur lui-même.

Rein. — Le rein est pourvu de pelotons mésonéphrétiques dont la largeur très variable atteint rarement le double de celle que présente cet organe dans sa partie située en avant des pelotons. Au contraire, chez le mâle en état de reproduction, ils s'hypertrophient considérablement, se pressent les uns derrière les autres et acquièrent une largeur au moins quatre à cinq fois plus considérable que la partie du rein privée de canalicules peletonnés.

XV. — *Distribution géographique et bathymétrique*

L'aire de répartition du *L. bimaculatus* semble être très étendue.

En Scandinavie cette espèce paraît avoir été observée pour la première fois par Duben et Koren (**1845**, p. 115) qui l'ont draguée par 60 mètres de fond sur la côte Ouest de la Norvège près de Christiansund et de Bergen. Elle vit là sur des fonds de coquilles et les animaux remontent le plus souvent attachés dans la concavité de celles-ci. Duben et Koren disent avoir capturé en totalité environ cinquante individus.

Collett (1875. p. 90) s'exprime de la manière suivante au sujet du *L. bimaculatus* : « Ce poisson existe en assez grand nombre sur un » fond vaseux de la côte occidentale (de Norvège) à partir du fjord » de Stavanger. où le professeur G. O. Sars l'a trouvé en 1873. » jusqu'au fjord de Trondhjem (64°). Il est très nombreux au nord » de la côte de Bergen où on le prend fréquemment avec la drague. » jusqu'à une profondeur de 60 mètres. Il entre plus rarement dans » les fjords longs et profonds ; pourtant Asbjörnsen en a trouvé dans » les parties intérieures du fjord de Hardanger ».

Dans un travail ultérieur le même auteur (1885, p. 73). précise les points de la côte norvégienne où le *L. bimaculatus* a été rencontré. Ainsi un exemplaire a été pris à Folgerö près de Bergen, un autre à Magerö dans le Hevnefjord (Romsdal), tous deux à la drague. « La » station la plus septentrionale est jusqu'ici le fjord de Trondhjem. » Le conservateur Storm l'a souvent pris à la drague près de Beian » (à l'entrée du fjord) attaché à la face interne de la coquille de » *Cyprina islandica* ».

Au contraire, Storm (1884, p. 26), ne l'a jamais rencontré vers la partie intérieure du fjord.

Lilljeborg (1891, p. 748), déclare qu'en général on le trouve à de grandes profondeurs jusqu'à 30 brasses. Il l'a pêché lui-même, à la drague, près de Haugesund et près de Grip. en face de Christiansund sur des fonds de coquilles par 20-30 brasses. D'après le même auteur : « En Norvège on le trouve généralement sur les côtes et » rarement dans les fjords ».

Grieg (1899. p. 12) a trouvé dans le Strömösund près de l'île d'Haegholmen[1] par une profondeur de 40 à 50 mètres un *L. bimaculatus* qui gardait ses œufs tapissant une coquille de *Tapes virginea*.

D'après Collet (1897, p. 14), ce poisson est rare dans le Skagerak et le Kattegat. Lilljeborg (1891, p. 747) rapporte en effet qu'il n'a été

[1] L'île d'Haegholmen est située aux milieu des récifs à environ 40 kilomètres à l'ouest de Bergen.

pris qu'une seule fois près des côtes de Suède. D'après une communication verbale que lui a faite le Dr Aurivillius, un exemplaire a été pris à la drague sur fond de corail parmi les Väderöarne (en Bohuslän) au large de Fjellbacka par 40 brasses à l'Est de Storö.

Suivant Collet (1897, p. 14), il n'existe pas dans la mer Baltique. D'autre part, Fries. Ekström et Sundevall (1892, p. 303) déclarent qu'il est inconnu en Danemark.

Le *L. bimaculatus* paraît exister sur toutes les côtes des Iles britanniques. Pennant (1776, p. 397) a créé cette espèce d'après des exemplaires provenant de Weymouth. Fleming (1828, p. 190) indique simplement : Côtes d'Angleterre sans plus de détails. Templeton (1837, p. 412), signale deux exemplaires trouvés dans un dragage en Irlande. Couch (1877, p. 198), donne comme habitat les « comtés de l'Ouest de l'Angleterre ».

Donovan (1806, pl. LXXVIII) plus précis, signale la présence de notre poisson sur la côte de Kent (un exemplaire fixé dans une coquille d'huître prise à la drague) et à Weymouth. Montagu (1804, p. 293) l'a fréquemment pris adhérant à des pierres et à de vieilles coquilles dans des dragages profonds effectués à Torcross dans le Devonshire. D'après Yarrel (1836, p. 268), Montagu l'a aussi rencontré en Cornouailles, à Polperro et à Penzance.

F. Day (1880-84, p. 193), donne des renseignements encore plus détaillés. D'après cet auteur le *L. bimaculatus* ne serait pas rare dans les Iles Shetland et Orkney ; il a été dragué dans le Loch Ryan (Côte Ouest de l'Écosse) et trouvé à Lossiemouth (côte Est). En Angleterre sa présence est signalée à Blakeney (comté de Norfolk, côte Est), à Weymouth, dans les comtés de Devon et de Cornwall (Mevagissey) et enfin à Guernesey.

Brook (1889, p. 166), l'a obtenu de trois points de la côte Ouest d'Écosse : Ardnamurchan, Gairloch (8-12 brasses), et l'île de Colonsay (dragué par Calderwood). Enfin M'Intosh lui a donné des exemplaires provenant de Guernesey.

Scott (**1900**, p. 279). l'indique à l'Ile d'Arran (Écosse) et Buckley et Harvie-Brown (**1891** p. 278) aux Iles Orkney.

Thompson (**1835**, p. 82). (**1856**, p. 212) le signale sur plusieurs points des côtes d'Irlande. à Larne, dans la baie de Belfast, à Bangor (un exemplaire dragué par 5-6 brasses), dans le Strangford Lough (1 exemplaire dragué par 5-6 brasses), à St. John's Point (dragué par 15 brasses). Toutes ces localités sont groupées autour de Belfast : mais le même auteur indique encore la côte de Dublin (un spécimen dragué) et du côté de l'Ouest la côte de Galway (Rondstone Bay) où notre animal a encore été pêché avec la drague.

M. Holt (**1891**, p. 447), a décrit et figuré les œufs fixés dans une coquille prise au chalut dans le Clifden Bay, à quelques kilomètres au Sud de la précédente. Gunther (**1861**, p. 514), l'indique en Cornouailles à Falmouth et à Polperro.

Les documents concernant les côtes françaises de l'Océan ne sont pas abondants.

Mon ami M. Malaquin. professeur à la Faculté des Sciences de Lille, m'a communiqué un exemplaire du *L. bimaculatus* qui a été dragué par 30 mètres de profondeur sur le fond des Platiers, situé au milieu du détroit du Pas-de-Calais et composé de Mélobésiées.

Brasil (**1900**, p. 83) dit avoir récolté le *L. bimaculatus* en très grande abondance sous les pierres des rochers littoraux à Luc-sur-Mer pendant l'été de 1900 ; mais cette espèce ne se rencontre jamais au niveau des marées et il y a probablement là une confusion avec le *L. microcephalus* qui ne se trouve décrit dans aucun traité et qu'on rencontre en effet à marée basse sur nos côtes.

Malard (**1890**, p. 97) donne le *L. bimaculatus* comme très fréquent à Saint-Vaast-la-Hougue « dans les dragages au petit Nord. » parmi les Antennulaires ». D'autre part Moreau (**1881**, p. 363) l'indique comme très rare à Cherbourg.

A Roscoff plusieurs centaines de *L. bimaculatus* m'ont passé par les mains. tous provenaient de l'entrée de l'estuaire de la rivière de Penzé et furent pris à la drague. les uns par 5 à 6 mètres de fond

entre Guerhéon[1] et le Cordonnier ; les autres par 14 à 16 mètre tout près des Bisayers, sur le bord Nord-Ouest de ce récif[2].

La drague rapportait souvent en même temps que des *L. bimaculatus*, toujours trop rares à mon gré, quelques *L. microcephalus* et même de jeunes *L. Candollii*.

Dans mes recherches sur les *Lepadogaster* (1889, p. 20), j'indique encore à Roscoff deux autres stations pour le *L. bimaculatus*. « Il a » été trouvé à Roscoff par 20 à 30 mètres de profondeur dans les dra- » gages qu'on fait tous les ans aux environs de la tourelle Astan ; » il a aussi été rapporté d'un fond composé presque uniquement » de coquilles de Pectunculus qui se trouve à l'ouest des Triagos par » 80 mètres de profondeur ».

Cette année même (1904) un jeune exemplaire a été pris non loin de là, dans l'ouest de la Méloine, par environ 70 mètres de profondeur sur un fond de coquilles.

A Roscoff, le fond sur lequel se rencontre le plus abondamment le *L. bimaculatus* est un sable grossier désigné par les habitants du pays sous le nom de *Maerl*[3].

Le maerl de Roscoff est formé [Pruvot (1897, p. 556)] pour environ 60 % par deux espèces de *Lithothamnion* les *L. polymorphum*, Areschoug et *L. crassum* Philippi (= *L. fasciculatum* Crouan) ; il renferme en outre 5 % de coquilles et environ 30 % de sable très calcaire. Les *Lithothamnion* vivants sont rouges ; mais lorsqu'ils meurent leur couleur vire au jaune et finalement au blanc. Ce mélange de rouge et de jaune clair correspond justement à la livrée du *L. bimaculatus* qui semble ainsi mimer la couleur du fond sur lequel il vit.

Au moment d'envoyer ce travail à l'impression, mon ami M. Gruvel,

[1] Je renvoie ici à la Carte des fonds des environs de Roscoff et de l'île de Batz qu'a donnée Pruvot dans son remarquable travail : *Essai sur les Fonds et la Faune de la Manche occidentale* (1897, pl. XXII).

[2] Je suis heureux d'adresser ici mes très sincères remerciements à l'intelligent et dévoué gardien du Laboratoire de Roscoff, Charles Marty, qui a effectué pour moi un grand nombre de dragages.

[3] *Maerl*, mot breton qui signifie engrais. Le *maerl* en raison de sa grande richesse en carbonate de chaux est employé dans l'intérieur des terres pour l'amendement du sol.

Maître de conférences à l'Université de Bordeaux, m'adresse un *L. bimaculatus* mâle pris à l'Ouest et à 6 milles au large du Cap Ferret (entrée du bassin d'Arcachon) par 40 brasses sur fond de sable.

Steindachner (**1868**, p. 686), a récolté le *L. bimaculatus* à La Corogne, à Gibraltar et beaucoup plus au sud, dans les Iles Canaries à Santa-Cruz de Ténérife.

Enfin Hilgendorf (**1888**, p. 210), dit avoir pris aux Açores, un exemplaire pélagique de cette espèce mesurant 15 mm. de longueur.

Le *L. bimaculatus* paraît se rencontrer dans toute la Méditerranée. Nous venons de voir que Steindachner l'a trouvé à Gibraltar, le même auteur le signale aussi à Barcelone et Brisout de Barneville (**1846**, p. 282) mentionne des spécimens de la collection du Muséum de Paris rapportés des côtes d'Algérie par Guichenot et d'Oran par Deshayes. Guichenot (**1850**, p. 109) déclare lui-même l'avoir vu à Alger.

Il se rencontre à Banyuls-sur-Mer, et voici ce que j'ai écrit à ce propos dans mes recherches sur les *Lepadogasters* (**1889**, p. 20) : « ... il m'a été rapporté d'un dragage au Cap d'Abeille dans le sable » à *Amphioxus* par 35 mètres de profondeur. Il a aussi été pêché » dans une localité que les pêcheurs de Banyuls appellent l'Abîme, » par 80 à 100 mètres de fonds..... En même temps on a rapporté » deux grandes coquilles de *Pecten Jacobæus* tapissées d'œufs, dont » la vésicule ombilicale avait la teinte rouge des deux animaux » trouvés avec elles ».

A Nice la présence du *L. bimaculatus* est signalée à la fois par Risso (**1810**, p. 74) (**1826**, p. 275[1]), Brisout de Barneville (**1846**, p. 282), (échantillons du Muséum de Paris rapportés par Savigny et Laurillard), Canestrini (**1864**, p. 18), et Moreau (**1881**, p. 363). Brisout de Barneville (échantillons du Muséum de Paris donnés par Roux) et Moreau l'indiquent aussi à Marseille.

A Gênes il a été trouvé par Sassi (**1846**, p. 144) et par Parona (**1898**, p. 367).

[1] En 1810 Risso indique pour son *L. ocellatus* la rade de Villefranche et en 1826 pour son *L. Desfontanii* la plage de Nice.

La station de Naples vend le *L. bimaculatus* et Lo Bianco (1888, p. 436), dit qu'il dépose ses œufs en avril sous les pierres; il le donne comme « plutôt rare »,

En Sicile il a été observé par Bibron (Brisout de Barneville 1846, p. 282) et Doderlein (1876, p. 50). Giglioli (1880, p. 93), l'indique à Messine et à Reggio; Facciola (1887, p. 3) et Cocco (1886, p. 28), à Messine; Sicher (1898, p. 53), à Catane.

Stossich (1880, p. 24) et Faber (1883, p. 208), signalent sa présence dans l'Adriatique; Nardo (1860, p. 97) et Ninni (1870, p. 74), dans le golfe de Venise; Plucar (1846, p. 25) et Perugia (1866, p. 15) (1881, p. 31), à Trieste. Enfin Trois (1875, p. 27) l'a rencontré en Dalmatie et Kolombatovic (1880-81, p. 15[1]) (1882, p. 37) (1886, pl. XIII), à Spalato.

Apostolidès (cité par Collett 1897, p. 13), le donne comme se rencontrant en Grèce. Erhard (1858 cité par Carus), bien antérieurement l'avait signalé comme faisant partie de la Faune des Cyclades.

Enfin Grimm (1902, p. 200) affirme qu'il existe dans la Mer Noire.

En résumé le *L. bimaculatus* vit dans toutes les mers de l'Europe, sauf dans la Baltique.

Dans le Nord il n'a pas encore été pêché au delà de l'entrée du fjord de Trondhjem (environ 64° lat. N.) qui se trouve à environ 3° du cercle polaire.

Dans le Sud il a été rencontré jusqu'à Ténérife (28° 30' lat. N.), c'est-à-dire à environ 5° du cercle tropical.

Le *L. bimaculatus* semble n'avoir jamais été pris à marée basse. Tous les auteurs qui précisent la manière dont leur pêche a été effectuée et qui ont eu affaire au *L. bimaculatus* et non au *L. microcephalus*, l'ont pris à la drague à partir de 5 mètres au-dessous des plus basses mers jusqu'à environ 80 ou 100 mètres de profondeur.

Le *L. bimaculatus* affectionne particulièrement les fonds de

[1] Kolombatovic dit : « *Non la ho trovata a pochi centimetri di profondità, ma a » profondità ben maggiori.* »

coquilles et les fonds d'algues calcaires (*Lithothamnion*) désignés fréquemment sur les cartes marines, sous le nom de fonds coralliens.

LEPADOGASTER MICROCEPHALUS

I. — *Nageoires*

Ici comme pour le *L. bimaculatus* nous donnerons d'abord la FORMULE COMPLÈTE des nageoires d'un certain nombre d'individus de différentes tailles ; nous ajouterons ensuite à ces chiffres des données beaucoup plus nombreuses concernant le nombre des rayons des NAGEOIRES DORSALE ET ANALE et la POSITION RÉCIPROQUE de ces deux organes.

A. — La FORMULE COMPLÈTE a été relevée dans onze femelles qui ont fourni les chiffres suivants :

1 Long. tot. 27mm ; R. br. 6-7 ; D. 6 ; A. 5 ; P. 21-21 ; C $\frac{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 20$

2 — 27 ; R. br. 6-6 ; D. 6 ; A. 5 ; P. 23-23 ; C $\frac{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 20$

3 — 28,5mm ; R. br. 6-6 ; D. 5 ; A. 6 ; P. 22-21 ; C $\frac{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}} = 19$

4 — 28,5 ; R. br. 6-6 ; D. 6 ; A. 6 ; P. 21-22 ; C $\frac{4 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 20$

5 — 30mm ; R. br. 6-6 ; D. 6 ; A. 6 ; P. 21-21 ; C $\frac{4 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}}{4 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}} = 20$

6 — 30 ; R. br. 6-6 ; D. 5 ; A. 6 ; P, 21-21 ; C $\frac{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{4 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}} = 20$

7 — 30 ; R. br. 6-6 ; D. 6 ; A. 5 ; P. 21-21 ; C $\frac{4 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 21$

8 — 31 ; R. br. 6-6 ; D. 6 ; A. 6 ; P. 21-22 ; C $\frac{4 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{4 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 22$

9 — 31,5mm ; R. br. 6-6 ; D. 6 ; A. 6 ; P. 21-20 ; C $\frac{4 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}}{4 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}} = 20$

10 — 32mm ; R. br. 6-6 ; D. 6 ; A. 7 ; P. 21-21 ; C $\frac{4 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{4 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 22$

11 — 33 ; R. br. 6-6 ; D. 6 ; A. 6 ; P. 22-22 ; C $\frac{4 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{4 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 22$

D'autre part, quatorze mâles ont fourni les éléments réunis dans le tableau ci-après :

1) Long. tot. 31mm,5 ; R. br. 6-6 ; D. 5 ; A. 5 ; P. 22-22 ; C $\frac{4 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}}{4 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 21$

2) — 32mm ; R. br. 6-6 ; D. 6 ; A. 7 ; P. 22-22 ; C $\frac{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{4 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}} = 20$

3) Long. tot. 35^{mm} ; R. br. 6-6 ; D. 6 : A. 5 ; P. 22-22 ; C $\frac{4 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}}{4 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}} = 20$

4) — $35^{mm},5$; R. br. 6-6 ; D. 6 ; A. 6 ; P. 22-22 ; C $\frac{4 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{4 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}} = 21$

5) — $37^{mm},5$; R. br. 6-6 ; D. 5 ; A. 6 ; P. 22-23 ; C $\frac{4 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}}{4 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}} = 20$

6) — 38 ; R. br. 6-7 ; D. 5 ; A. 6 ; P. 22-22 ; C $\frac{4 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{4 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}} = 21$

7) — 39 ; R. br. 6-6 ; D. 5 ; A. 5 ; P. 23-22 ; C $\frac{4 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}}{5 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}} = 21$

8) — $40^{mm},5$; R. br. 6-6 ; D. 6 ; A. 5 ; P. 23-23 ; C $\frac{3 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}} = 18$

9) — 41^{mm} ; R. br. 6-6 ; D. 5 ; A. 5 ; P. 21-22 ; C $\frac{4 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{4 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}} = 21$

10) — $41^{mm},5$; R. br. 6-6 ; D. 6 ; A. 6 ; P. 21-21 ; C $\frac{4 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}} = 19$

11) — 44^{mm} ; R. br. 6-6 ; D. 6 ; A. 6 ; P. 23-23 ; C $\frac{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}}{3 \text{ simples} + 7 \text{ articulés}} = 20$

12) — 46 ; R. br. 6-6 ; D. 6 ; A. 6 ; P. 21-22 ; C $\frac{5 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}}{5 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}} = 22$

13) — 46 ; R. br. 6-6 ; D. 6 ; A. 5 ; P. 22-22 ; C $\frac{4 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}}{4 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}} = 20$

14) — 48 ; R. br. 6-6 ; D. 6 ; A. 7 ; P. 24-22 ; C $\frac{5 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}}{5 \text{ simples} + 6 \text{ articulés}} = 22$[1]

Dans les formules relatives aux pectorales, le premier chiffre se rapporte à la nageoire gauche, le second à la nageoire droite ; le nombre de leurs rayons varie de 20 à 23 chez la femelle et de 21 à 24 chez le mâle. L'écart d'un côté à l'autre est souvent nul ou bien de un rayon, très rarement de deux.

En ce qui concerne la caudale le numérateur se rapporte aux rayons situés dorsalement et le dénominateur aux rayons situés ventralement par rapport à l'échancrure de la dernière vertèbre. Dans les deux sexes ces deux termes varient de 9 à 11 et la totalité des rayons de la caudale est ainsi comprise entre 18 et 22 rayons. Le nombre des rayons simples varie de 6 à 10 ; celui des rayons articulés de 12 à 14.

Les formules des pectorales et de la caudale ne peuvent fournir aucun caractère permettant de distinguer le sexe. Il semble d'ailleurs probable que les très légères différences qu'accusent entre le mâle et

[1] Les ventrales ne sont pas comprises dans ces formules parce que toutes les espèces du genre *Lepadogaster* comptent invariablement un rayon simple sous-cutané et quatre rayons articulés.

la femelle les deux tableaux ci-dessus disparaîtraient presque entièrement si le nombre des individus examinés était suffisamment grand.

B. — Le nombre des rayons de la dorsale et de l'anale varie dans d'assez larges limites, aussi est-il nécessaire d'examiner un nombre assez considérable d'individus si l'on veut obtenir des moyennes suffisamment approchées. Je n'ai pu étudier que quarante-deux femelles, voici les chiffres qu'elles m'ont fournis :

					Dorsale	Anale	°/₀
6	individus de	19mm à 33mm	de longueur	avaient	5	5	14.28
9	—	20 à 30	—	—	5	6	21.43
6	—	21.5 à 37	—	—	6	5	14.28
19	—	20 à 40mm.5	—	—	6	6	45.24
1	—	32mm	—	—	6	7	2.38
1	—	31.5	—	—	7	6	2.38

Cent cinquante-quatre mâles m'ont permis de dresser le tableau suivant :

					Dorsale	Anale	°/₀
35	individus de	26.5 à 48mm.5	—	—	5	5	22.73
35	—	24 à 43mm	—	—	5	6	22.73
28	—	23 à 47	—	—	6	5	18.18
46	—	26.5 à 53	—	—	6	6	29.87
7	—	32 à 48	—	—	6	7	4.54
2	—	38.5 à 39mm.5	—	—	7	6	1.30
1	—	37mm	—	—	7	7	0.65[1]

On voit que chez la femelle 59.52 °/₀ et chez le mâle 53.25 °/₀ des animaux examinés avaient le même nombre de rayons aux deux nageoires. Chez la femelle 16,66 et chez le mâle 19.48 °/₀ possédaient un rayon de plus à la dorsale. Au contraire l'anale avait un rayon de plus dans 23.81 °/₀ des femelles et dans 27,27 °/₀ des mâles. Cette dernière disposition n'a jamais été rencontrée dans le *L. bimaculatus*, par contre le *L. microcephalus* n'a jamais présenté plus de un rayon de différence entre les deux nageoires tandis que dans un certain nombre de *L. bimaculatus* cette différence peut-être de deux rayons.

[1] Chez un certain nombre d'individus, le premier rayon de la dorsale est très grêle et très rapproché du second. Cette réduction du premier rayon ajoutée à la grande épaisseur de la peau de la nageoire en cette région peut le faire passer inaperçu.

Lorsqu'on réunit tous les chiffres ci-dessus on arrive aussi bien chez le mâle que chez la femelle à la formule générale :

D. 5 à 7 ; A. 5 à 7

C. — Les rapports de position de la dorsale et de l'anale fournissent un caractère de grande valeur pour la distinction des deux espèces et ce caractère a le précieux avantage de persister avec toute sa netteté chez les animaux conservés. La position réciproque des nageoires a été relevée chez quarante-deux femelles comme l'indique le tableau suivant :

a. — Le rayon antérieur de l'anale est situé plus antérieurement que le premier de la dorsale :

2 individus mesurant 22,5 et 33^{mm} avec D. 5 ; A. 5

b. — Le rayon antérieur de l'anale est situé exactement au-dessous du rayon antérieur de la dorsale.

2	individus	mesurant	20 et 30^{mm}	avec	D. 5 ; A. 6
5	—	—	22 à 40.5^{mm}	—	D. 6 ; A. 6
1	—	—	32^{mm}	—	D. 6 ; A. 7

c. — Le rayon antérieur de l'anale est situé au niveau de la première membrane interradiaire de la dorsale.

2	individus	mesurant	21 et 22^{mm}	avec	D. 5 ; A. 5
7	—	—	20 à 30^{mm}	—	D. 5 ; A. 6
1	—	—	21,5	—	D. 6 ; A. 5
9	—	—	22 à 31,5^{mm}	—	D. 6 ; A. 6

d. — Le rayon antérieur de l'anale est situé exactement au-dessous du deuxième rayon de la dorsale.

2	individus	mesurant	19 et 29,5^{mm}	avec	D. 5 ; A. 5
5	—	—	27 à 37^{mm}	—	D. 6 ; A. 5
5	—	—	20 à 33^{mm}	—	D. 6 ; A. 6

e. — Le rayon antérieur de l'anale est situé exactement au-dessous du troisième rayon de la dorsale.

1 individu mesurant 31,5^{mm} avec D. 7 ; A. 6

Pour le mâle la position réciproque des nageoires dorsale et anale a pu être examinée dans cent six animaux dont voici la liste :

a. — Le rayon antérieur de l'anale est situé plus antérieurement que le premier de la dorsale.

1	individu	mesurant	41mm	avec	D. 5: A. 5
1	—	—	38	—	D. 5: A. 6
1	—	—	37	—	D. 6; A. 6

b. — Le rayon antérieur de l'anale est situé exactement au-dessous du rayon antérieur de la dorsale.

8	individus	mesurant	36 à 40mm	avec	D. 5; A. 5
13	—	—	24 à 43	—	D. 5; A. 6
12	—	—	34 à 47	—	D. 6: A. 6
3	—	—	27 à 36	—	D. 6: A. 7

c. — Le rayon antérieur de l'anale est situé au niveau de la première membrane interradiaire de la dorsale.

12	individus	mesurant	26,5 à 45 mm	avec	D. 5: A. 5
8	—	—	24,5 à 41,5mm	—	D. 5; A. 6
5	—	—	23 à 47mm	—	D. 6: A. 5
6	—	—	28.5 à 39	—	D. 6: A. 6
1	—	—	48mm	—	D. 6: A. 7

d. — Le rayon antérieur de l'anale est situé exactement au-dessous du deuxième rayon de la dorsale.

3	individus	mesurant	33 à 42mm	avec	D. 5: A. 5
2	—	—	37,5 à 43	—	D. 5; A. 6
12	—	—	25 à 46	—	D. 6: A. 5
10	—	—	31,5 à 46	—	D. 6; A. 6
2	—	—	38.5 à 39,5	—	D. 7: A. 6
1	—	—	37mm	—	D. 7: A. 7

e. — Le rayon antérieur de l'anale est situé au niveau de la deuxième membrane interradiaire de la dorsale.

1 individu	mesurant	36mm	avec	D. 5; A. 6
2 —	—	33 à 47mm	—	D. 6; A. 5
1 —	—	41.5	—	D. 6; A. 7

f. — Le rayon antérieur de l'anale est situé exactement au-dessous du troisième rayon de la dorsale.

1 individu mesurant 43mm avec D. 6; A. 5

Ces deux longues séries de chiffres nous montrent que chez 97,62 % des femelles et chez 95.28 % des mâles, le rayon antérieur de l'anale est situé au-dessous ou en avant du deuxième rayon de la dorsale (fig. 9 et 14), tandis que chez seulement 2.38 % des femelles et 4,72 % des mâles, ce même rayon recule au-dessous de la deuxième membrane interradiaire et même (deux individus, l'un mâle l'autre femelle) au-dessous du troisième rayon de la dorsale. On voit par là que l'examen des nageoires, dans l'immense majorité des cas, serait suffisant pour distinguer le *L. microcephalus* du *L. bimaculatus* ; mais il faut aussi tenir compte de ce que chez le *L. bimaculatus* 10 % des femelles et 19 % des mâles ont le premier rayon de l'anale situé au-dessous de la deuxième membrane interradiaire de la dorsale.

La position réciproque des nageoires dorsale et anale ne peut être d'aucune espèce d'utilité pour la distinction des sexes chez le *L. microcephalus*.

D. — La longueur de l'anale[1] et la distance qui la sépare de l'anus sont dans un rapport particulier que résume le tableau suivant pour treize femelles et dix-neuf mâles.

[1] Je désigne sous le nom de « espace interanal » la distance qui sépare le milieu de l'anus de l'origine de la nageoire anale. La « longueur de l'anale » est l'étendue totale que présente cette nageoire lorsque ses rayons sont complètement abaissés.

Femelles				Mâles			
	LONGUEUR TOTALE EN MILLIMÈTRES	NOMBRE DE RAYONS DE L'ANALE	LONGUEUR DE L'ESPACE INTERANAL celle de l'anale étant 1		LONGUEUR TOTALE EN MILLIMÈTRES	NOMBRE DE RAYONS DE L'ANALE	LONGUEUR DE L'ESPACE INTERANAL celle de l'anale étant 1
1	22	5	0,76	1	26	5	0,62
2	30	5	0,82	2	29	5	0,85
3	32	5	0,60	3	32	5	0,70
4	29,5	6	0,60	4	40	5	0,80
5	31,5	6	0,76	5	40	5	0,77
6	31,5	6	0,77	6	42	5	0,60
7	32	6	0,74	7	43	5	0,60
8	32	6	0,70	8	44	5	0,50
9	33	6	0,70	9	33	6	0,75
10	39	6	0,85	10	37	6	0,63
11	?	6	0,66	11	39	6	0,66
12	24	7	0,62	12	41	6	0,69
13	32	7	0,64	13	42	6	0,57
				14	43	6	0,57
				15	27	7	0,55
				16	32	7	0,54
				17	35	7	0,53
				18	37	7	0,40
				19	48	7	0,41

Les chiffres précédents montrent que le rapport qui nous occupe varie de 0.40 (anale à 7 rayons) à 0.85. Chez le *L. bimaculatus* la valeur du même rapport oscille ordinairement entre 1.25 et 1.55 mais elle peut descendre jusqu'à l'unité. La distance qui sépare 0,85 de l'unité n'est pas très grande et il est fort possible que quelques rares individus de l'une ou de l'autre espèce présentent un rapport situé à égale distance de ces quantités extrêmes.

On devra toujours tenir compte du fait que chez le *L. bimaculatus* le rapport ne descend que très exceptionnellement au-dessous de 1.25.

E. — La peau réunissant les rayons des nageoires dorsale et anale est ici beaucoup plus épaisse que chez le *L. bimaculatus*.

Ce caractère, dont la découverte est due à Brook (**1889**, p. 166), est

plus accentué dans la dorsale que dans l'anale, et, dans la partie antérieure de ces nageoires que dans leur région postérieure. En outre, à longueur égale, les rayons de la dorsale et de l'anale du *L. microcephalus* sont plus larges d'environ un cinquième que ceux du *L. bimaculatus*.

II. — *Proportions*

Pour plus de clarté, nous étudierons les proportions d'abord dans la femelle puis chez le mâle.

FEMELLE. — Le tableau suivant contient les proportions rele-

	1 LONGUEUR TOTALE EN MILLIMÈTRES	2 LONGUEUR DU CORPS CELLE DE LA TÊTE ÉTANT 1	3 LONGUEUR DU CORPS LA LARGEUR DE LA TÊTE ÉTANT 1	4 LONGUEUR DE LA TÊTE SA LARGEUR ÉTANT 1	5 LONGUEUR DE L'ESPACE INTERORBITAIRE CELLE DE L'ESPACE PRÉ-ORBITAIRE ÉTANT 1	6 LONGUEUR DE L'ESPACE INTERORBITAIRE LE DIAMÈTRE LONGITUDI-NAL DE L'ŒIL ÉTANT 1	7 LONGUEUR DE L'ESPACE PRÉORBITAIRE LE DIAMÈTRE LONGITUDI-NAL DE L'ŒIL ÉTANT 1	8 LARGEUR DE LA TÊTE LE DIAMÈTRE LONGITUDI-NAL DE L'ŒIL ÉTANT 1	9 LONGUEUR DE LA QUEUE SA LARGEUR ÉTANT 1
				A) *2 Exemplaires mensurés vivants*					
1	30	3.33	5.60	1.68	0.87	1.16	1.32	3.14	5.22
2	30	3.33	5.74	1.71	0.83	1.21	1.45	3.28	5.64
				B) *7 Exemplaires fraichement tués*					
3	22.5	3.23	5.00	1.54	0.90	0.92	1.02	2.57	5.40
4	30	3.47	5.45	1.71	0.86	1.32	1.52	3.23	5.18
5	32	3.30	5.16	1.56	0.95	1.31	1.36	3.26	5.54
6	33	3.23	5.07	1.56	0.81	1.18	1.44	3.40	5.40
7	33	3.41	5.19	1.54	0.85	1.13	1.33	3.14	5.00
8	37	3.27	5.21	1.59	0.86	1.13	1.31	3.15	5.36
9	40.5	3.42	5.26	1.50	0.84	1.14	1.36	3.27	5.40
				C) *9 Exemplaires conservés dans le formol*					
10	27	3.14	5.09	1.62	0.73	1.00	1.35	3.14	5.41
11	27	3.33	5.29	1.58	0.77	1.00	1.29	3.00	5.06
12	28.5	3.16	4.75	1.50	0.89	1.16	1.29	3.24	4.87
13	28.5	3.35	5.09	1.51	0.72	1.00	1.39	3.14	4.77
14	30	3.45	5.00	1.58	0.87	1.12	1.33	3.07	5.00
15	30.5	3.17	4.84	1.52	0.74	1.13	1.45	3.40	4.77
16	31	3.26	5.16	1.58	0.71	1.02	1.44	3.33	5.11
17	31.5	3.15	5.08	1.61	0.87	1.25	1.42	3.10	5.00
18	33	3.44	5.23	1.66	0.78	1.05	1.33	3.00	4.43

vées sur deux individus vivants, sur sept individus morts, mais encore frais et n'ayant pas encore été déformés par l'action des liquides conservateurs et enfin sur neuf individus conservés depuis longtemps dans l'eau de mer additionnée d'aldéhyde formique.

La longueur de la tête a été mesurée du bout du museau à l'extrémité postérieure des opercules ; il arrive très fréquemment que la pointe postérieure de ces derniers, très délicate, se recroqueville sous l'action du liquide conservateur; cela peut augmenter la valeur du rapport (2) qui varie ici entre 3,14 et 3,42.

La largeur de la tête a été mesurée à son endroit le plus fort, c'est-à-dire vers le milieu du battant operculaire. Lorsque l'animal meurt les opercules écartés, le rapport (3) peut se trouver singulièrement diminué ; c'est à cette cause qu'il faut attribuer les écarts assez considérables que contient le tableau précédent, car la largeur de la tête chez la femelle est d'une remarquable constance.

Les bords des deux battants operculaires sont presque parallèles et en outre presque droits. ils ne portent en effet qu'un très faible sillon vertical déterminé par la saillie extrêmement réduite du temporal. Ce sillon détermine un léger rétrécissement transversal de la tête situé un peu en avant du milieu de la longueur du battant operculaire (fig. 7, 8 et 10).

D'après le tableau ci-dessus la largeur de la tête est contenue de 4,75 à 5,71 fois dans la longueur totale ; mais si l'on considère l'ensemble des individus que contient le tableau on voit que le rapport (3) est presque partout seulement un peu supérieur à 5 tandis que chez le *L. bimaculatus* aussi bien femelle que mâle il oscille peu autour de 4.

Le rapport (4) varie ici de 1,50 à 1,71 ; il est un peu plus faible dans le *L. bimaculatus* comme il fallait s'y attendre puisqu'il représente le quotient de (3) divisé par (2). La tête du *L. microcephalus* ♀ est donc, toutes proportions gardées, plus étroite que celle du *L. bimaculatus*.

Le rapport (5) varie de 0,71 à 0.89 dans les animaux conservés

dans le formol : il est plus grand chez ceux qui ont été mensurés frais ou vivants car il varie là de 0.81 à 0.95. Il est cependant toujours inférieur à l'unité. En d'autres termes, l'espace préorbitaire est toujours plus grand que l'interorbitaire : c'est le contraire qui arrive dans le *L. bimaculatus*.

Les deux rapports (6) et (7) mettent en relief le même fait puisque le second est toujours plus grand que le premier. Ils montrent en outre que les espaces interorbitaire et préorbitaire sont tous deux plus grands que l'œil : le dernier plus que le premier. Chez le *L. bimaculatus* c'est au contraire (6) qui est plus grand que (7).

Enfin si l'on compare les valeurs du rapport (6) dans les deux sexes on constate qu'elles sont plus élevées chez le mâle que chez la femelle ; cela tient à ce que le diamètre de l'œil du mâle est plus petit que celui de la femelle et sans doute aussi à ce que l'espace interorbitaire du premier est plus grand que celui de la seconde.

Les chiffres des colonnes (6) et (7) qui se rapportent à l'individu n° 3 sont notablement inférieurs à tous les autres : cela tient à ce que le diamètre de l'œil est notablement plus grand chez le jeune.

Le rapport (8) présente ici ceci de remarquable qu'il ne varie que dans d'étroites limites : en effet si l'on fait abstraction de l'individu 3 où il est beaucoup plus faible que partout ailleurs en raison du grand diamètre de ses yeux, on voit que ce rapport est compris entre 3 et 3.40. La largeur de la tête varie donc très peu dans la femelle du *L. microcephalus* ; il en est de même dans les deux sexes du *L. bimaculatus* mais nous verrons qu'il en est tout autrement chez le *L. microcephalus* mâle.

Enfin le dernier rapport (9) [1] identique dans les deux sexes, ou peu s'en faut, permet d'établir une différence facile à constater entre les deux espèces décrites ici ; différence qu'avait déjà indiquée Brook (1889 p. 166).

[1] La longueur de la queue est pour nous l'intervalle compris entre l'aisselle des pectorales et l'extrémité de la caudale ; sa largeur est l'épaisseur du corps au niveau de l'aisselle des pectorales.

Ce rapport varie ici de 4,77 à 5,41 [1] dans les individus conservés dans le formol ; il est un peu plus grand dans les animaux examinés vivants ou fraîchement tués car il oscille alors entre 5 et 5,64.

La même particularité se retrouve dans le *L. bimaculatus* mais si l'on compare des animaux mensurés dans des conditions identiques on constate que le rapport (9) est toujours plus grand dans le *L. microcephalus*. Nous traduirons cela en langage ordinaire en disant que la partie du corps située en arrière de l'aisselle des pectorales est plus trapue dans le *L. bimaculatus*, plus effilée dans le *L. microcephalus* (voir p. 418 le paragraphe concernant le rapport (9) chez le mâle).

Male. — Les deux tableaux ci-après contiennent les proportions relevées sur 8 individus mensurés vivants, sur 12 individus fraîchement tués non encore déformés par l'alcool ou le formol et enfin sur 8 individus conservés dans l'alcool à 70°.

	1 LONGUEUR TOTALE EN MILLIMÈTRES	2 LONGUEUR DU CORPS CELLE DE LA TÊTE ÉTANT 1	3 LONGUEUR DU CORPS LA LARGEUR DE LA TÊTE ÉTANT 1	4 LONGUEUR DE LA TÊTE SA LARGEUR ÉTANT 1	5 LONGUEUR DE L'ESPACE INTERORBITAIRE CELLE DE L'ESPACE PRÉORBITAIRE ÉTANT 1	6 LONGUEUR DE L'ESPACE INTERORBITAIRE LE DIAMÈTRE LONGITUDINAL DE L'ŒIL ÉTANT 1	7 LONGUEUR DE L'ESPACE PRÉORBITAIRE LE DIAMÈTRE LONGITUDINAL DE L'ŒIL ÉTANT 1	8 LARGEUR DE LA TÊTE LE DIAMÈTRE LONGITUDINAL DE L'ŒIL ÉTANT 1	9 LONGUEUR DE LA QUEUE SA LARGEUR ÉTANT 1
	A) 8 Exemplaires mensurés vivants								
1	27,5	3.14	5.64	1.79	0.90	0.95	1.05	2.43	5.43
2	33,25	3.32	5.54	1.66	1.05	1.48	1.40	3.15	5.05
3	35	3.18	5.07	1.59	1.08	1.66	1.53	3.53	5.26
4	32,5	3.18	5.00	1.56	1.18	1.61	1.35	3.67	5.46
5	32,25	3.39	4.96	1.46	1.17	1.57	1.34	3.71	4.96
6	38	3.45	4.60	1.33	1.40	1.75	1.25	4.12	5.89
7	41	3.03	4.31	1.42	0.83	1.64	1.97	4.22	5.90
8	38.5	3.20	4.27	1.33	1.16	1.75	1.50	4.50	5.45

[1] Je fais abstraction de l'individu 18 qui était gravide.

	1 LONGUEUR TOTALE EN MILLIMÈTRES	2 LONGUEUR DU CORPS CELLE DE LA TÊTE ÉTANT 1	3 LONGUEUR DU CORPS LA LARGEUR DE LA TÊTE ÉTANT 1	4 LONGUEUR DE LA TÊTE SA LARGEUR ÉTANT 1	5 LONGUEUR DE L'ESPACE INTERORBITAIRE CELLE DE L'ESPACE PRÉORBITAIRE ÉTANT 1	6 LONGUEUR DE L'ESPACE INTERORBITAIRE LE DIAMÈTRE LONGITUDINAL DE L'ŒIL ÉTANT 1	7 LONGUEUR DE L'ESPACE PRÉORBITAIRE LE DIAMÈTRE LONGITUDINAL DE L'ŒIL ÉTANT 1	8 LARGEUR DE LA TÊTE LE DIAMÈTRE LONGITUDINAL DE L'ŒIL ÉTANT 1	9 LONGUEUR DE LA QUEUE SA LARGEUR ÉTANT 1
				B) 12 Exemplaires fraîchement tués					
9	26.5	3.15	5.63	1.79	0.66	1.03	1.55	2.76	5.69
10	27	3.29	5.19	1.57	0.73	1.08	1.48	2.97	5.58
11	32	3.20	5.51	1.72	0.92	1.36	1.47	3.05	5.61
12	33	3.30	5.50	1.66	0.92	1.25	1.35	3.00	5.75
13	38.5	3.15	4.70	1.49	1 à 0.91	1.46	1.46 à 1.60	3.64	5.57
14	42	3.23	5.31	1.64	1.12 à 0.97	1.56	1.57 à 1.60	3.29	6.02
15	42	3.36	5.25	1.56	0.92	1.37	1.47	3.33	6.31
16	43	3.07	4.69	1.53	0.81	1.52	1.87	3.81	5.76
17	45.5	3.42	4.35	1.27	0.96 à 0.85	1.54	1.56 à 1.76	4.10	5.65
18	47	3.35	4.27	1.27	1.05	2.00	1.90	5.24	5.75
19	47	3.35	4.43	1.32	1.14	2.00	1.75	5.30	5.66
20	51.5	3.18	3.92	1.23	0.93	1.90	2.04	5.91	5.53
				C) 8 Exemplaires conservés en alcool					
21	30.5	3.29	4.91	1.49	0.97	1.26	1.29	3.26	5.00
22	34.5	3.22	4.50	1.39	0.82	1.09	1.32	3.47	5.34
23	35	3.25	4.72	1.45	0.96	1.26	1.31	3.28	5.22
24	36.5	3.11	4.45	1.42	0.82	1.30	1.58	3.81	5.10
25	37.5	3.11	4.10	1.31	0.98	1.33	1.35	4.06	4.95
26	40.5	3.37	4.35	1.29	1.00	1.46	1.46	4.13	5.27
27	43	3.30	4.21	1.27	1.00	1.63	1.63	4.43	5.57
28	45	3.34	3.75	1.12	1.25	1.66	1.33	5.00	5.77

Toutes les dimensions ont été prises exactement de la même manière que pour la femelle.

Le rapport (2) ne diffère pas ici de ce qu'il est chez la femelle ; dans la série A il oscille entre 3,03 et 3,45 ; dans la série B entre 3,07 et 3,42 et dans la série C entre 3,11 et 3,37.

Le rapport (3) est particulièrement intéressant à étudier. En effet lorsque le mâle est très jeune, sa tête a tout à fait la même forme que celle de la femelle et la ressemblance est telle qu'il m'a toujours été impossible de distinguer ces deux formes avec certitude.

A mesure que le mâle s'achemine vers l'état de maturité sexuelle son muscle temporal se développe ; il augmente d'épaisseur dans le sens latéral et en même temps augmente de longueur dans le sens antéro-postérieur, il en résulte un déplacement correspondant du sillon de la joue qui atteint rapidement le milieu de la région operculaire et finit même par le dépasser considérablement.

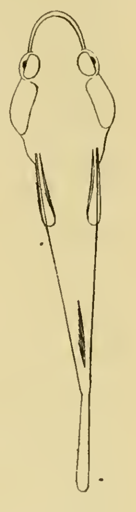


Fig. V.— *L. microcephalus* ♂ de 31mm5 de longueur totale possédant déjà malgré sa petite taille les muscles temporaux très développés et les taches noires de la dorsale et de l'anale. Gros. 2 diamètres.

On conçoit facilement que cette véritable hypertrophie du muscle temporal, totalement absente chez la femelle et poussée à un très haut degré chez le mâle tout à fait adulte, donne à ce dernier une physionomie toute particulière et permette de distinguer les sexes avec la plus grande facilité [1].

Les figures 11, 12, V et 13 permettent de se faire une idée exacte des changements qui surviennent dans la région operculaire du mâle lorsqu'il atteint sa maturité sexuelle. La figure 11 représente un mâle jeune à peu près impossible à distinguer de la femelle à cause de ses joues absolument plates; le mâle représenté fig. 12 a déjà le temporal saillant, celui de la fig. V l'a beaucoup plus et possèdait déjà malgré sa petite taille les taches noires de la dorsale et de l'anale. Enfin l'animal représenté fig. 13 est tout à fait adulte et ses temporaux sont hypertrophiés au maximum.

Les chiffres réunis dans la colonne (3) traduisent très bien toutes ces différences. Le rapport (3) est d'autant plus petit que son dénominateur est plus grand; or ce dénominateur c'est la largeur de la tête. On constate en effet que dans la série B le rapport (3) diminue presque régulièrement du premier individu au dernier.

[1] Si Brook au lieu de ne rencontrer que des femelles ou de jeunes mâles n'avait vu que des mâles adultes, il eût certainement baptisé sa nouvelle espèce *L. macrocephalus*.

La même observation peut être faite avec les chiffres de la série C.

La série des rapports (4) donne lieu aux mêmes observations que celle des rapports (3) puisque le dénominateur est encore ici la largeur de la tête.

La série des rapports (8) présente un phénomène inverse, car ici la largeur de la tête est en numérateur et comme on peut le voir dans les séries B et C les rapports vont en augmentant du premier individu au dernier.

Il y a dans chacune de ces séries des exceptions qui peuvent être dues à des erreurs de mensuration, à des déformations ou à des variations individuelles; mais il y a deux exceptions intéressantes qui s'expliquent facilement. La première est présentée par l'individu nº 13, la seconde par l'individu nº 23. Dans le premier les joues étaient plus saillantes que dans les individus 14 et 15 cependant plus longs que lui et si on lui donnait sa véritable place dans la série il viendrait non avant 14 mais après 15.

Dans le second (nº 23), les joues étaient moins saillantes que dans le nº 22, et si on lui avait donné sa véritable place, il aurait dû venir avant et non après le nº 22.

Si l'on examine maintenant la série A, dont nous n'avons pas encore parlé, on constate que les rapports (3) et (4) diminuent régulièrement, tandis que le rapport (8) augmente non moins régulièrement du premier individu au dernier, c'est que les animaux de cette série ont été rangés, non par ordre de grandeur comme dans les deux autres, mais par ordre de maturité sexuelle.

On voit donc, en résumé, que l'état de développement et par suite la saillie latérale des temporaux, qui entraîne l'augmentation de la largeur de la tête, sont liés beaucoup plus à l'état de maturité sexuelle de l'animal qu'à sa taille. La fig. 12 et la fig. V démontrent très nettement ce fait. L'individu de la fig. 12 mesurait 35mm. de longueur et cependant ses muscles temporaux sont beaucoup moins saillants que ceux de l'animal représenté fig. V qui n'atteignait que

31 mm. Dans le premier, le rapport (4) était 1,62, dans le second, seulement 1,48.

La maturation sexuelle amène chez le mâle en même temps que l'hypertrophie des muscles temporaux l'apparition des canines, le développement des petites taches pourpre et rose qu'on observe sous la tête chez l'adulte (fig. 15), celui des taches noires ou pourpres qui ornent ses nageoires dorsale et anale (fig. 14) et enfin le développement exagéré des papilles qui entourent l'anus. Ces caractères sexuels secondaires sont beaucoup plus liés à l'état de maturité sexuelle de l'animal qu'à sa taille.

Le rapport (5) est très variable, parce que la longueur du museau est elle-même sujette à d'assez grandes variations. En effet, les intermaxillaires sont assez fortement protractiles, et lorsque l'animal meurt, ses intermaxillaires se fixent à l'état de protraction ou de rétraction. Les chiffres doubles donnés pour les animaux 13, 14 et 17 montrent entre quelles limites peut osciller la largeur de l'espace préorbitaire par le seul fait de cette variation pour ainsi dire physiologique ; cependant lorsque l'on examine un grand nombre d'animaux vivants, on peut se convaincre que le museau d'individus différents, considéré dans le même état physiologique, présente de grandes différences de longueur. Ces deux variations, physiologique et individuelle, expliquent que le rapport (5) oscille chez le mâle entre 0,73 et 1,40 c'est-à-dire presque du simple au double.

Je n'ai pas constaté la même variation chez la femelle où les limites du même rapport, 0,71 et 0,95 sont beaucoup plus rapprochées [1].

Le rapport (6) nous fournit d'intéressants renseignements sur la variation du diamètre longitudinal de l'œil. Dans l'individu 1 très jeune, ce rapport est légèrement inférieur à l'unité, l'œil est presque aussi grand que l'espace interorbitaire ; mais dans les animaux plus grands, le rapport augmente presque régulièrement avec la taille et

[1] Le museau de la femelle est aussi protractile que celui du mâle mais cette cause de variation mise à part, sa longueur est beaucoup plus constante que chez ce dernier.

dans les plus grands (n°s 18, 19 et 20), il devient égal à 2. L'œil est donc ici, toutes proportions gardées, deux fois plus petit que dans le jeune.

Les exceptions à cette règle tiennent sûrement, en grande partie à la difficulté qu'il y a à mesurer l'espace interorbitaire d'une manière toujours identique.

Les chiffres de la colonne (6) nous révèlent encore un autre fait intéressant. Ils sont plus élevés chez le mâle que chez la ♀. Cette différence tient à ce que le mâle a l'œil plus petit que la femelle et aussi à ce que son espace interorbitaire est plus grand que chez celle-ci.

Le rapport (7) nous renseigne sur la longueur du museau comparée à celle de l'œil : la variation de longueur du museau masque ici la loi de croissance du rapport, cependant on constate qu'en général celui-ci est beaucoup plus grand chez les grands individus que chez les petits.

Comparé à celui du *L. bimaculatus* (des deux sexes) qui oscille peu de part et d'autre de l'unité[1] on voit que chez le *L. microcephalus* ce même rapport (sauf chez les très petits individus dont l'œil est très grand) varie chez la femelle de 1,29 à 1,52 et chez le mâle de 1,25 à 2,04. En langage ordinaire, nous dirons que chez le *L. bimaculatus* l'espace préorbitaire est un peu inférieur, égal ou un peu supérieur au diamètre de l'œil : tandis que chez le *L. microcephalus* femelle il égale une fois un tiers à une fois et demie le diamètre de l'œil ; et chez le mâle une fois un quart à deux fois le même diamètre.

Le museau présente encore à considérer un caractère très important plus facile à constater que les précédents mais beaucoup plus difficile à mesurer.

Dans le *L. bimaculatus* les bords latéraux du museau forment entre eux un angle aigu relativement grand, qui, d'après les quelques mensurations, trop peu nombreuses que j'ai faites, est compris entre

[1] Il faut rappeler ici que le museau de l'animal vivant est plus long que celui de l'animal conservé. V. p. 369.

60° et 70°. La grande valeur de cet angle rend le museau très court; en outre il n'est arrondi qu'à son extrême pointe (fig. 1 et 4), et terminé par une courbe de faible rayon.

Dans le *L. microcephalus*, au contraire, les bords latéraux du museau forment un angle beaucoup plus petit, que j'ai trouvé, varier de 30° à 40° dans un nombre, je dois le dire, un peu trop restreint d'individus. La faible valeur de cet angle fait que le museau du *L. microcephalus* se termine par une large partie arrondie présentant un très grand rayon de courbure (fig. 11, 12, V, 13).

On peut exprimer assez exactement les données précédentes en disant que le museau du *L. bimaculatus* est très court et arrondi seulement à son extrême pointe, tandis que celui du *L. microcephalus* est tronqué, largement arrondi et de longueur variable[1].

Le rapport (8) a été étudié avec les rapports (3) et (4).

Le rapport 9) ne diffère pas ici de ce qu'il est chez la femelle et nous pouvons dire d'une manière générale que, chez l'animal conservé, la partie du corps située en arrière de l'aisselle des pectorales est, chez le *L. bimaculatus* des deux sexes, trois fois un tiers à quatre fois plus longue que large, tandis que chez le *L. microcephalus*, également des deux sexes, cette même partie est cinq à six fois plus longue que large.

J'ai déjà fait remarquer que ces rapports peuvent se traduire d'une manière plus tangible en disant que chez le *L. bimaculatus*, les faces latérales de la queue font entre elles un angle de 14° à 17° tandis que celles du *L. microcephalus* sont séparées par un angle de 9° à 12°.

III. — *Nombre de Vertèbres.*

Les vertèbres ont été comptées chez quinze femelles. Quatorze d'entre elles longues de 26 à 35 mm. avaient trente et une vertèbres. Une seule longue de 30 mm. en avait trente-deux.

[1] Il faut cependant noter que le museau de la femelle, surtout lorsqu'elle est vivante, est plus atténué, moins tronqué que celui du mâle comme le montrent les figures 7, 8 et 10; sa forme se rapproche alors beaucoup de celle du museau du *L. bimaculatus* femelle et l'angle que font ses côtés ne doit guère différer dans les femelles vivantes des deux espèces.

Pour le mâle vingt individus ont été examinés. Sur ce nombre un seul long de 42 mm. avait vingt-neuf vertèbres; un autre long de 30 mm. en avait trente; quinze, c'est-à-dire les trois quarts, mesurant de 37 à 47 mm. en comptaient trente et une; enfin trois, longs de 38 à 47 mm., en possédaient trente-deux.

Comme on le voit, le nombre des vertèbres ne peut être d'aucune utilité pour la distinction des sexes chez le *L. microcephalus*.

Dans le mâle aussi bien que dans la femelle du *L. bimaculatus* nous avons trouvé trente et trente et une vertèbres; on peut donc dire également que le nombre des vertèbres ne peut être d'aucun secours pour distinguer les deux espèces.

La dernière vertèbre est comprise dans tous les nombres rapportés ici.

IV. — *Coloration.*

Le système de coloration du *L. microcephalus* est extrêmement variable et il m'a toujours été impossible de distinguer avec certitude la livrée de la femelle de celle du mâle jeune; la description qui suit s'applique donc aux deux sexes.

J'indiquerai cependant au cours de cette description un certain nombre de caractères tirés de la pigmentation qui sont particuliers au mâle; malheureusement ces caractères ne se développent qu'assez tardivement et la livrée du mâle jeune ne semble pas différer de celle de la femelle même adulte.

Le chapitre V est consacré à l'exposé des différences de coloration d'origine sexuelle.

Nous allons examiner successivement : le système de coloration des parties suivantes.

A. — Face dorsale et latérale de la tête et du corps.

B. — Face ventrale de la tête et du corps.

C. — Nageoires.

D. — Œil.

A. — Le système de coloration des FACES DORSALE ET LATÉRALE DE LA TÊTE ET DU CORPS est d'une variabilité décevante. Pour mettre un

peu d'ordre et de clarté dans l'exposé long et fastidieux qui va suivre nous avons jugé indispensable de distinguer quelques types fondamentaux de coloration.

En examinant un très grand nombre d'individus (environ 200) dont la taille variait de 25 à 50 mm., six types principaux de coloration, tous reliés entre eux par un nombre considérable de termes de passage extrêmement voisins, ont pu être distingués.

Voici un tableau de ces types :

1) Type uniformément vert, lavé de jaune ou de rouge, passant insensiblement aux types 2) et 3) ci-contre.	2) Type vert plus ou moins marbré.	
	3) Type uniformément marron acajou passant insensiblement aux types 4) 5) 6) ci-contre.	4) Type marron à grandes taches blanches. 5) Type marron à longues bandes blanches longitudinales. 6) Type marron marbré.

Nous allons décrire ces six types avec quelques détails en indiquant rapidement les termes de passage qui les relient.

1) *Type uniformément vert clair.* — Les individus qui appartiennent franchement au premier type présentent une teinte uniforme vert clair lavé de jaune ou de rouge ou encore vert olive.

Le museau est souvent lavé de rouge et cette teinte, quand elle existe, est toujours plus foncée vers l'extrémité de cet organe.

Il y a presque toujours entre les yeux quelques très petites taches d'un bleu brillant et souvent des taches semblables se rencontrent plus en arrière sur la face dorsale de la tête et même sur celle du corps.

Immédiatement en arrière des yeux et sur la ligne médiane on voit un triangle isocèle à sommet postérieur dans lequel la teinte verte est plus foncée que partout ailleurs (fig. 11 et 13).

De chaque côté de ce triangle vert, à égale distance du bord postérieur de l'œil et de l'insertion de la pectorale, se trouve une tache rouge arrondie, produite par les branchies vues par transparence au travers des tissus [1].

[1] Ces deux taches se voient dans tous les animaux dont le système pigmentaire n'est pas trop foncé quel que soit naturellement le type de coloration qu'ils possèdent.

Quand on examine sous la loupe un *L. microcephalus* appartenant à l'un quelconque des six types décrits ici on distingue nettement une quantité considérable de petits chromatophores qui sont absolument opaques et paraissent complètement noirs [1].

Dans le type uniformément vert ces chromatophores sont répartis d'une manière très régulière sur tout le corps.

Cependant, en avant de l'œil sur le bord latéral du museau, et, en arrière de l'œil sur le profil du muscle temporal, on constate que ces petits chromatophores acajou sont beaucoup plus nombreux que partout ailleurs et leur accumulation en ces deux points donne naissance à deux taches noirâtres souvent terminées du côté ventral par un contour absolument net.

Quand on regarde la tête latéralement on constate que les limites inférieures de ces deux taches forment dans leur ensemble une courbe à concavité ventrale qui coupe l'œil en passant au-dessous de son centre à peu près tangentiellement au bord inférieur de la pupille. Lorsque la disposition que nous décrivons est fortement accentuée la ligne courbe dont nous venons de parler sépare deux régions très distinctes : l'une dorsale fortement pigmentée, l'autre ventrale peu chromatique ; c'est ce qui a été représenté fig. 9.

Cependant la ligne de démarcation entre les deux régions est loin d'être toujours aussi tranchée que dans la figure 9 et dans bon nombre d'individus, surtout dans les mâles qui atteignent une certaine taille la disposition qui vient d'être décrite disparaît complètement (fig. 14).

Quelques individus présentent entre les deux yeux une bande transversale d'un blanc opaque souvent lavée de rose et bordée de bleu ou de noir. Elle est plus ou moins large, ses contours sont plus ou moins sinueux et, quand elle persiste chez le mâle adulte, elle est généralement moins développée que chez le jeune ou chez la femelle. Cette bande n'est d'ailleurs nullement caractéristique de l'espèce.

[1] Lorsque ces chromatophores sont suffisamment étalés pour devenir transparents on constate qu'ils sont brun acajou.

d'abord parce qu'elle manque très souvent et en outre parce qu'elle est très fréquente chez les *L. bimaculatus* (fig. 1 et 4) et *L. Candollii*.

Voyons maintenant comment on peut passer du type *1* qui vient d'être décrit au type *2*.

2) *Type vert marbré*. — Les petits chromatophores brun acajou dont il a été question plus haut ne sont pas toujours distribués sur toute la surface dorsale du corps. Il arrive fréquemment qu'ils manquent en des points d'étendue variable. Il en résulte alors des aires claires qui presque toujours sont comblées par des chromatophores opaques d'un blanc laiteux ou par les petites taches bleues précédemment décrites. On distingue quatre taches incolores de cette nature sur la ligne médiane dorsale de l'individu représenté fig. 13.

Ces taches s'observent très fréquemment sur les individus du type *1*; elles peuvent être dorsales ou latérales, arrondies ou linéaires, symétriques ou asymétriques ; elles peuvent être jaune clair ou comblées par des chromatophores bleus, blancs, roses ou jaunes plus ou moins opaques. Leur nombre est extrêmement variable et si elles se multiplient, acquièrent de plus grandes dimensions et prennent des contours plus ou moins découpés, on a des animaux marbrés d'un vert plus ou moins foncé et plus ou moins pur suivant la nature de la teinte primitive du fond et suivant la teinte des chromatophores formant les taches. La fig. 12 représente un jeune mâle très fortement marbré de vert : on voit que les marbrures sont plus claires sur cinq aires en forme de selle réparties sur la ligne médiane dorsale ; ces taches en selle sont extrêmement fréquentes dans le type vert marbré : elles sont la plupart du temps découpées de mille façons par la teinte générale et les aires plus claires ainsi formées sont, ou bien comblées par des chromatophores laiteux, ou bien restent transparentes.

Souvent les taches bleues se multiplient et comblent un grand nombre d'aires claires.

La livrée marbrée peut encore se compliquer d'une autre manière. On voit souvent des individus uniformément verts présenter de

petites taches brunâtres peu nombreuses comme celui que représente la fig. 11 : ces taches sont formées par des chromatophores brun acajou qui en certains points se multiplient et forment de petits groupes serrés.

Lorsque ces petites taches se développent dans les intervalles des marbrures décrites plus haut il en résulte une nouvelle complication de la livrée marbrée qui présente alors des mouchetures brunâtres extrêmement variables de nombre et d'étendue.

Tout ce qui a été dit du type *1* concernant la teinte rougeâtre du museau, le triangle vert foncé post-oculaire, les deux taches rouges produites par l'appareil branchial, la pigmentation des faces latérales de la tête et la bande blanc opaque interoculaire, s'applique exactement au type *2*.

3) *Type uniformément marron acajou.* — Nous avons vu que certains individus appartenant au type *1* sont vert clair lavé de rouge. Cette teinte rouge peut se foncer et remplacer complètement la teinte verte ; on a alors des animaux uniformément marron acajou, plus ou moins foncé suivant les individus.

Dans tous les animaux que j'ai examinés j'ai rencontré les petites taches bleu brillant situées entre les yeux ; l'aire de répartition de ces petites taches s'étend souvent en arrière de l'espace interoculaire sur toute la face dorsale de la tête et même parfois très loin en arrière sur le corps.

Le triangle vert post-oculaire est également constant mais il est assez souvent masqué par la teinte marron générale surtout chez les individus très foncés en couleur. On peut en dire autant des deux masses rouges que forment les branchies et dont la teinte ici se confond plus ou moins avec celle de la livrée générale.

Le système de coloration de la région sous-oculaire est le même que chez le type *1*. Dans le cas le plus typique la pigmentation dorsale, renforcée latéralement par des chromatophores noirs, cesse brusquement sur la joue et sur la face latérale du museau suivant une ligne courbe à concavité ventrale. Il n'est pas rare de voir la

région pâle située au-dessous de cette ligne présenter sur son bord dorsal des chromatophores blanc opaque qui font encore plus nettement ressortir l'opposition entre la teinte foncée dorsale et la teinte claire ventrale.

Cette séparation tranchée entre les deux systèmes de coloration dorsal et ventral est surtout nette chez la femelle et le jeune mâle. Chez le mâle adulte elle s'atténue, le passage d'un système à l'autre se faisant graduellement. C'est immédiatement au-dessous de l'œil que l'absence de chromatophores persiste le plus longtemps. Il faut d'ailleurs remarquer que, même chez les animaux où la limite est le plus tranchée, on rencontre toujours quelques îlots de pigment quelquefois même très foncé dans l'aire claire sous-oculaire (fig. 9).

La tache transversale blanche interoculaire se rencontre aussi souvent ici que chez le type *1*.

Il n'y a qu'un petit nombre d'individus qui possèdent une teinte marron acajou absolument immaculée. On observe très souvent, sur la région médiane dorsale, à l'insertion des rayons dorsaux de la pectorale ou sur les flancs, de petites taches blanches dans lesquelles manque le semis de petits chromatophores brun acajou et qui sont rehaussées par des chromatophores blanc laiteux plus ou moins opaques. Très souvent les chromatophores bruns sont plus serrés autour de ces petites taches blanches, ce qui contribue encore à les faire ressortir sur le fond marron de l'animal.

Les taches des flancs généralement en petit nombre sont souvent arrondies et prennent alors la forme de très jolis ocelles. On ne pourra jamais confondre cette livrée marron avec ocelles latéraux blanc laiteux bordés de brun, avec la livrée du *L. bimaculatus* mâle car l'ocelle de ce dernier est pourpre et bordé de jaune très pâle.

4) *Type marron à grandes taches blanches.* — Dans certains individus du type *3* les petites taches de la ligne médiane dorsale deviennent très grandes. Il y en a généralement trois situées entre le niveau d'insertion des pectorales et la dorsale et une quatrième au niveau même de cette dernière. En outre, dans ces individus la tache

interoculaire est généralement beaucoup plus développée que d'ordinaire dans le sens antéro-postérieur. Le nombre des taches dorsales se trouve ainsi porté à cinq.

Les taches somatiques sont d'autant plus petites qu'elles sont plus postérieures ; leur forme est variable. Elles peuvent être quadrangulaires à angles arrondis, ou ovales à grand axe le plus souvent antéro-postérieur mais quelquefois aussi transversal.

Dans ces individus à grandes taches dorsales le système des taches latérales est généralement bien développé et il n'est pas rare d'observer en outre de petites taches de même teinte à l'extrémité postérieure de l'opercule, autour de l'insertion des rayons dorsaux de la pectorale, dans la région sous-oculaire ou encore à la base de la caudale.

A l'œil nu toutes ces taches paraissent blanc laiteux lavé de jaune ou de rouge ; sous la loupe on constate que leur système de coloration est beaucoup plus compliqué. Elles renferment en effet des chromatophores bleus, rouges, roses, jaunes et blancs formant des marbrures irisées du plus joli effet.

Les petites taches bleues de la face dorsale de la tête et du corps sont ici particulièrement abondantes et brillantes, on rencontre néanmoins des individus qui en sont privés mais ce cas est très rare. En général, au contraire, ces taches sont abondantes et dans les intervalles des grandes taches blanches fondamentales elles forment souvent avec de nombreuses taches claires une marbrure polychrôme compliquée.

La richesse du coloris rend le plus souvent invisibles le triangle vert post-oculaire et les deux masses rouges de l'appareil branchial.

En ce qui concerne la région latérale de la tête on constate la même disposition que dans le type *3*. Les individus dans lesquels la pigmentation spéciale des taches dorsales est très développée portent souvent des plaques irisées dans l'aire claire sous-oculaire.

On rencontre là aussi des individus de grande taille dans lesquels la pigmentation de la joue s'atténue graduellement du dos vers le

ventre : c'est à peine s'il reste quelques petites aires dépourvues de pigment au bord ventral de l'œil ou vers la commissure des lèvres.

Dans certains individus les taches blanches acquièrent une étendue démesurée et deviennent tout à fait prédominantes. La tache interoculaire couvre le museau tout entier et les taches dorsales et latérales empiètent à tel point sur le fond marron général que ce dernier se trouve réduit à un réseau à mailles étroites qui, en certains points, disparaît totalement. L'animal devient alors presque complètement couvert de pigment blanc laiteux, formant un réseau irisé à mailles très fines et le fond marron primitif ne forme plus que quelques bandes très étroites séparant plus ou moins incomplètement les taches blanches.

5) *Type marron à bandes blanches longitudinales.* — Les individus appartenant à ce type sont extrêmement rares. Je n'en ai guère rencontré que un à deux pour cent dans les différentes pêches que j'ai faites.

Le fond de la coloration est marron acajou plus ou moins foncé comme dans le type 3 avec les petites taches bleues interoculaires plus ou moins nombreuses : la bande blanche interoculaire est présente ou absente, mais ce qui donne à ces animaux un facies tout à fait particulier, c'est l'existence de deux bandes claires longitudinales (une de chaque côté), commençant en pointe immédiatement derrière l'œil, atteignant leur maximum de largeur au niveau de l'insertion de la pectorale et se poursuivant ensuite, de chaque côté de l'animal, en diminuant progressivement de largeur jusqu'à une petite distance de la racine de la caudale où elles cessent d'exister.

Certains individus présentent, en outre de ces deux bandes blanches latérales, une bande médiane dorsale qui commence à une certaine distance de la région oculaire et qui se poursuit jusqu'à la racine de la caudale en présentant des variations de largeur plus ou moins considérables, mais généralement symétriques. Il n'est pas rare de rencontrer, chez les individus présentant seulement les deux bandes latérales, quelques petites taches médianes, dorsales, très allongées

dans les sens antéro-postérieur et qui doivent évidemment être considérées comme les restes d'une bande dorsale médiane plus ou moins réduite et dissociée.

La région céphalique latérale présente la disposition typique des femelles et des mâles jeunes, c'est-à-dire une ligne de démarcation extrêmement tranchée entre la coloration dorsale très foncée et la teinte ventrale très claire.

Il résulte de toutes ces dispositions que les individus privés de bande claire médio-dorsale présentent une large bande marron acajou médiane dorsale, s'étendant du bout du museau ou de la région interoculaire jusqu'à l'extrémité de la queue, puis, en dehors de cette bande marron médiane, deux bandes claires allant de l'œil au tronçon de la queue et enfin, ventralement par rapport à ces deux bandes claires, deux bandes marron longeant d'abord la paroi operculaire, puis la face latérale du corps et se fusionnant un peu en arrière de la ventouse postérieure pour n'en former qu'une seule médiane ventrale jusqu'à la racine de la caudale.

Dans les individus à bande claire médio-dorsale, au lieu de deux bandes claires on en compte trois et au lieu de trois bandes marron, dont deux fusionnées postérieurement, on en compte quatre. Les deux bandes ventrales sont fusionnées caudalement ou séparées plus ou moins complètement par une bande claire médiane ventrale sur laquelle s'insère la nageoire anale.

Les bandes claires présentent la même pigmentation que les taches dorsales en selle du type *4*.

6) *Type marron marbré.* — Ce type dérive du type *3* par la multiplicité plus ou moins grande des aires privées de petits chromatophores bruns, mais comblées par une teinte laiteuse opaque due à des chromatophores multicolores, blancs, jaunes, roses, rouges ou bleus. Ces chromatophores ne sont pas toujours tous représentés surtout dans les taches de petite dimension ; cela est déjà une cause de variation fort importante mais il y en a beaucoup d'autres.

Il faut citer tout d'abord la teinte du fond qui peut varier dans des limites considérables. En outre les chromatophores brunâtres, au lieu d'être répartis également sur le fond, peuvent s'accumuler en de nombreux points d'étendue variable. Quand cette disposition est très prononcée il en résulte une marbrure foncée, dont les éléments s'enchevêtrent avec les éléments clairs que forment les taches à chromatophores laiteux.

Les larges taches dorsales médianes en forme de selle du type *I* sont fréquentes ici, mais elles sont presque toujours dissociées en très petits fragments par la pénétration de la teinte générale sous forme de languettes découpées et dissociées à l'infini. Dans certains cas le contour de la grande tache n'est pas entamé par la pénétration de la couleur fondamentale, mais c'est la masse des chromatophores laiteux polychromes qui se dissocie en laissant libres et privées de chromatophores de nombreuses aires qui deviennent alors d'une belle transparence[1].

Les petites taches bleu brillant sont fréquentes dans le type que nous décrivons; elles contribuent beaucoup à rehausser la livrée originale des individus marbrés.

Le triangle vert n'est distinct que dans les individus à livrée claire, il en est de même des taches produites par l'appareil branchial.

Le système de coloration de la joue est le même que précédemment, l'aire claire sous-oculaire est souvent marbrée.

La tache interoculaire est plus ou moins développée, elle peut être représentée par une étroite bande transversale ou couvrir tout le dessus du museau. Très fréquemment elle est dissociée et le museau marqué de marbrures variables.

On voit par la description succincte que nous venons d'en faire, combien la livrée du type *G* est variable ; cette variabilité est encore

[1] Les grandes taches médio-dorsales en forme de selle se rencontrent aussi fréquemment dans le type vert marbré (2) elles présentent là aussi les variations de structure qui sont énumérées ici.

augmentée par le fait que les marbrures peuvent être localisées à la région antérieure du corps [1].

B. — Le système de coloration de la FACE VENTRALE DE LA TÊTE est très simple, d'une remarquable constance et d'une très grande utilité pour distinguer les mâles jeunes des adultes. Dans le mâle adulte on trouve, au milieu de la membrane branchiostège, un semis de très jolies petites taches rouges qui en avant s'irradie jusque sous la mandibule et sous le bord inférieur de la mâchoire supérieure. Dans la région branchiostège ces taches sont relativement larges, d'un pourpre foncé et elles se détachent sur un fond couvert de chromatophores blanc laiteux qui les fait ressortir encore plus vivement. Antérieurement, sous la mandibule et la mâchoire supérieure, elles sont plus petites et de couleur rose. La fig. 15 représente cette disposition à son maximum de complication.

Chez la femelle. même adulte, le système de coloration que nous venons de décrire manque totalement et la face ventrale de la tête est dépourvue de pigment.

Chez le mâle jeune, ce sont les taches pourpre qui se développent les premières; elles sont d'abord petites, peu colorées, formant un petit groupe médian en avant de la ventouse antérieure, puis leur nombre augmente, elles deviennent plus foncées et forment bientôt un triangle isocèle à base postérieure. Peu après apparaissent les taches roses de la face inférieure du museau, puis le pigment blanc opaque et c'est seulement lorsque l'animal est tout à fait apte à la reproduction que les taches pourpres acquièrent leur forme et leur teinte définitives. Il faut cependant faire remarquer que ces taches ne sont pas toujours aussi largement développées que dans l'individu qui a servi à dessiner la fig. 15.

La FACE VENTRALE DU CORPS est incolore dans les deux sexes sauf

[1] Les individus marbrés de marron dont la teinte passe au rouge brique pourraient être confondus avec le *L. bimaculatus* femelle ; il est rare cependant que les arcades rouges des flancs et de l'opercule affectent la régularité qu'elles ont dans le *L. bimaculatus* et, même dans ce cas, le pilier rouge antérieur n'est jamais pourpre comme dans cette dernière espèce.

dans la région caudale où elle présente la coloration atténuée de la face dorsale.

C. — Coloration des nageoires.

1) Dans la presque totalité de leur étendue les *pectorales* ont une teinte rose d'intensité variable ; mais dans leur partie tout à fait proximale elles présentent souvent des plages de même coloration que les parties somatiques avoisinantes. Fréquemment aussi on observe, à la base de leurs rayons les plus dorsaux, une tache formée de chromatophores blanc laiteux.

2) L'*appareil acétabulaire* tout entier est privé de pigment.

3) La *caudale* présente toujours une marge antérieure sur laquelle s'étend la pigmentation somatique (fig. 9 et 14). Pour le reste, cette nageoire présente de grandes variations; elle peut avoir une teinte uniforme identique à celle de sa marge basilaire ou au contraire porter des bandes transversales plus ou moins régulières, empruntant leur teinte au système général de coloration et présentant souvent des chromatophores blanc laiteux. La coloration de la caudale et des pectorales ne peut d'ailleurs être d'aucun secours pour la distinction des sexes.

4) Le système de coloration des nageoires *dorsale* et *anale* est au contraire très important.

Dans le *mâle* adulte, chacune de ces nageoires comporte deux taches, une *antérieure* et une *postérieure* que nous allons examiner successivement (fig. 14).

La *tache antérieure,* qu'elle appartienne à l'une ou l'autre des deux nageoires, emprunte toujours sa couleur à la teinte somatique générale. Ainsi, elle est verte dans les animaux des types *1* et *2*, marron plus ou moins foncé dans ceux qui appartiennent aux types *3* à *6*. Dans les animaux très marbrés, elle est souvent marbrée elle-même, et quand le système des chromatophores blanc laiteux est très développé ceux-ci peuvent empiéter plus ou moins sur elle.

La tache antérieure de la dorsale est toujours plus étendue que celle de l'anale; la première occupe généralement les deux ou trois

premières membranes interradiaires ou seulement leur partie proximale, tandis que la seconde n'intéresse jamais que la première ou les deux premières membranes interradiaires et seulement dans leur partie proximale à bien peu d'exceptions près [1].

Chez le mâle adulte la *tache postérieure*, qu'elle appartienne à la dorsale ou à l'anale, est toujours extrêmement foncée en couleur; elle est noire ou pourpre presque noir.

Cette tache envahit généralement tout l'espace que laisse libre la tache antérieure ; elle est souvent d'un noir absolument opaque dans sa région proximale ; mais, à mesure qu'on se rapproche du bord libre de la nageoire, ses chromatophores s'espacent de plus en plus de sorte que le bord distal de celle-ci et sa membrane interradiaire postérieure sont transparents et à peine pigmentés.

Chez la *femelle* et le *jeune mâle*, les taches noires postérieures de la dorsale et de l'anale manquent totalement et la partie de la nageoire située en arrière de cette tache, est presque complètement transparente ou porte seulement quelques chromatophores distribués le long de ses rayons.

A mesure que le mâle grandit les chromatophores pourpre ou noirs se développent sur les régions que doivent occuper les taches postérieures de ses nageoires dorsale et anale [2].

En examinant les nageoires des nombreux individus capturés à la fin de l'automne ou au commencement du printemps j'ai constaté que tous, même les plus petits, possédaient les taches antérieures de la dorsale et de l'anale de même couleur que la teinte somatique générale. Au contraire je n'ai pu rencontrer aucun individu possédant ses taches noires dorsale et anale complètement développées.

J'ai examiné plusieurs mâles mesurant 50 mm. de longueur et

[1] On trouve souvent, à la base de plusieurs des rayons situés en arrière de la tache antérieure, une très petite tache de même teinte que cette dernière.

[2] Après un séjour de plusieurs mois dans l'alcool à 70° les taches de la dorsale et de l'anale passent au rouge carmin vif; dans l'eau de mer additionnée de 2 p. 100 de formol leur teinte examinée par lumière transmise est brun Van Dyck.

ayant déjà le facies si caractéristique que donne aux adultes la saillie exagérée de leurs muscles temporaux. En arrière des taches antérieures de leurs nageoires dorsale et anale les rayons étaient encadrés par deux lignes pourpre et dans les individus les plus avancés celles-ci étaient réunies par de petites taches de même couleur plus ou moins irrégulières, plus ou moins dissociées, disposées comme des échelons sur les membranes interradiaires. Ce sont ces chromatophores pourpre qui, en se multipliant beaucoup, donnent naissance aux taches foncées de même couleur que possèdent les mâles aptes à la reproduction.

D. — Le système de coloration de l'ŒIL ne peut fournir aucun caractère utile pour la distinction des espèces ou des sexes.

La peau qui recouvre le globe de l'œil emprunte sa coloration à la région avoisinante ; mais la partie externe, aplatie de ce globe, au milieu de laquelle fait saillie le cristallin, présente une livrée différente et beaucoup plus constante ; elle est colorée par une teinte bleue à reflets métalliques sur laquelle se détachent de petites macules rouges de forme trapèze orientées radialement. Ces macules sont souvent au nombre de deux, trois ou quatre. Les deux plus constantes sont l'une antérieure l'autre postérieure ; la troisième est située inférieurement en croix avec les deux précédentes et quand la quatrième existe elle est supérieure et la disposition cruciale est alors complète. Il peut arriver aussi que les macules rouges soient en plus grand nombre, rangées irrégulièrement ou incomplètes du côté interne.

La pupille est toujours bordée par un étroit liseré vermillon, rouge ou quelquefois jaune d'or, à reflets métalliques très vifs. Elle n'est pas régulièrement arrondie mais présente sur son bord antérieur un angle plus ou moins vif bien visible dans les figures 9 et 14 mais qui est trop aigu dans la figure 14.

Dans certains individus l'angle du bord antérieur s'atténue jusqu'à disparaître et la pupille présente alors la même forme que dans le *L. bimaculatus*.

V. — *Différences de coloration d'origine sexuelle.*

Nous avons déjà eu l'occasion de répéter plusieurs fois que la livrée du mâle jeune ne diffère en rien de celle de la femelle adulte ; mais il n'en est pas de même de celle du mâle adulte ou en voie de le devenir.

Trois caractères tirés de la livrée permettent de distinguer facilement les deux sexes à l'état adulte ; ce sont :

1°) La coloration de la face ventrale de la tête.

2°) La coloration de la région operculaire.

3°) La coloration des nageoires dorsale et anale.

1°) Nous avons longuement décrit (p. 430) le système de coloration de la *face ventrale de la tête du mâle* (fig. 15), nous n'y reviendrons pas ; mais nous ajouterons que, *chez la femelle*, le dessous de la tête est tout à fait achromatique ou bien porte seulement sous le museau, en avant de la région branchiostège, quelques rares taches foncées, noires ou marron, larges, bien isolées, rappelant celles qu'on observe si souvent dans la région sous-oculaire achromatique (fig. 9). Ces taches se détachent très nettement sur le fond incolore qui les entoure ; on ne pourra jamais les confondre avec les taches roses de la même région, déjà visibles chez le mâle presque adulte, et encore moins avec les taches pourpre de la région branchiostège, déjà visibles chez le mâle jeune qui commence seulement à acquérir ses caractères sexuels.

2°) Nous sommes revenus à plusieurs reprises sur la pigmentation très particulière qui orne la *face latérale de la tête* (pp. 422, 424, 426) ; elle reste longtemps identique dans les deux sexes et ce n'est que chez le mâle tout à fait adulte que la moitié ventrale de la région mandibulo-operculaire, primitivement achromatique, se trouve envahie par la pigmentation de la face dorsale de la tête. Cet envahissement entraîne naturellement la disparition de la limite tranchée entre la pigmentation dorsale foncée et l'absence de pigmentation ventrale de cette région (*cf.* les régions operculaires des fig. 9 et 14).

3°) En ce qui concerne le *système de coloration des nageoires dorsale et anale* la distinction entre la femelle et le mâle adulte est des plus simples.

La tache antérieure de la dorsale et de l'anale de couleur verte ou marron, suivant la teinte générale du corps, existe dans les deux sexes et dans le jeune aussi bien que dans l'adulte ; mais la tache postérieure noire ou pourpre foncé *n'existe que chez le mâle adulte.*

Chez la femelle on ne trouve à la place occupée par cette tache que quelques rares petits chromatophores groupés autour des rayons.

Pour terminer ce chapitre sur les différences de coloration d'origine sexuelle je voudrais attirer l'attention sur un fait dont je n'ai pu encore trouver l'explication.

Les *L. microcephalus* qu'on peut prendre par centaines à Roscoff lors des très grandes marées de la fin de l'automne ou du commencement du printemps, m'ont toujours semblé avoir des livrées beaucoup plus variées que ceux que l'on pêche dans le courant de l'été.

En outre, aucun de ces mâles ne possède les taches noires de la dorsale et de l'anale. Quelques-uns ont déjà de petites macules pourpre, première indication des taches en question ; mais nulle part je n'ai rencontré la pigmentation foncée, compacte, caractéristique que montrent par exemple les nageoires de l'individu représenté fig. 14[1].

Le semis de taches rouges qui orne le dessous de la tête existe chez beaucoup des mâles dont il s'agit ; mais aucun d'eux ne possède encore la riche pigmentation rouge et pourpre rehaussée de blanc opaque, qu'on rencontre chez l'animal apte à la reproduction pêché en été et que montre la figure 15.

[1] J'ai cependant eu entre les mains cette année même (1904) au milieu d'avril, quelques mâles en possession de leurs taches noires caractéristiques ; mais ces animaux avaient été pêchés en février 1903 et conservés jusque-là *en captivité.*

Il est d'ailleurs nécessaire de faire remarquer que dans ces pêches de printemps on rencontre toujours, mais en petit nombre, des individus qui, quoique privés des taches noires de leurs nageoires dorsale et anale, sont cependant de grande taille et ont les joues très élargies[1].

Il est possible que le *L. microcephalus* meure quelques semaines ou quelques mois après s'être reproduit en liberté; il peut se faire aussi qu'après avoir frayé il perde sa livrée sexuelle. Enfin il pourrait encore arriver que les jeunes seuls se rencontrent à la côte au commencement du printemps. Je pencherais plutôt pour la première de ces trois hypothèses.

VI. — *Orifices des narines*

Ces orifices sont dépourvus de tentacules mais chacun d'eux est entouré d'un tube. Celui de l'orifice antérieur atteint presque la longueur du diamètre vertical de la pupille : son extrémité distale est toujours tronquée obliquement de haut en bas et d'arrière en avant.

Le tube de l'orifice nasal postérieur atteint presque la moitié de la longueur du tube antérieur, il est toujours tronqué perpendiculairement à son axe. On voit par ces rapports de longueur que les deux tubes du *L. microcephalus* sont notablement plus développés que ceux du *L. bimaculatus*.

Nous avons dit en décrivant le *L. bimaculatus* que le pore mucipare qui se trouve situé en dedans de son orifice nasal postérieur et celui qui est placé en avant et en dedans de son orifice antérieur ne sont pas particuliers à cette espèce mais se retrouvent dans le

[1] Je n'ai jamais pêché de pareils mâles en été, mais j'ai observé un certain nombre de mâles marbrés de grande taille (54 mm.), pêchés en février et *conservés en captivité* qui, en octobre, avaient encore leurs taches noires réduites à un semis de très petits points. Les taches rouges du dessous de la tête étaient peu développées et les papilles périanales non hypertrophiées ; cependant, les muscles temporaux avaient leur saillie presque maxima, car les rapports 3, 4 et 8 étaient respectivement 4.07, 1.25 et 5.66.

L. microcephalus et dans beaucoup d'autres Gobiésocidés (v. p. 384) : nous n'y reviendrons pas.

VII. — Dentition

Femelle. — *L'intermaxillaire* porte une rangée de dents pointues, courbes à concavité interne. Il n'y a pas de canines, mais les dents qui occupent le milieu de la rangée[1] sont plus fortes que celles qui les précèdent et surtout que celles qui les suivent, à l'exception toutefois de celles qui viennent immédiatement après la symphyse et qui sont encore plus fortes que les médianes. Ces sortes d'incisives sont d'ailleurs en très petit nombre ; je n'en ai jamais trouvé plus de deux sur chaque intermaxillaire et souvent il n'y en a qu'une seule : elles sont légèrement proclives à base épaisse, solide, mais terminées par une pointe courte.

Immédiatement en arrière de cette rangée de fortes dents et au niveau de sa moitié antérieure, se trouve un groupe de dents beaucoup plus petites, pointues et disposées sans ordre apparent.

Le *dentaire* porte une rangée de dents. Dans ses trois quarts postérieurs environ, cette rangée est composée de dents coniques très aiguës dont la grosseur augmente presque régulièrement d'arrière en avant. Au contraire dans son quart le plus antérieur, contigu à la symphyse, les dents qui la constituent sont presque cylindriques, d'autant plus proclives qu'elles sont situées plus près de la symphyse et de grosseur moyenne. Quand on regarde ces dents ventralement ou dorsalement elles semblent absolument mousses mais si on les examine de profil on constate qu'elles sont terminées par une petite pointe conique, courte mais très aiguë.

Immédiatement en arrière des dents cylindriques proclives que nous venons de décrire se trouve un groupe serré de dents plus petites toutes terminées en pointe.

Male. — La dentition du mâle a été étudiée chez trente-deux

[1] Ces dents sont les homologues de la canine du mâle et des dents situées immédiatement en avant d'elle.

animaux de 30 à 48 mm. de longueur totale[1]. Les plus jeunes avaient encore leurs muscles temporaux très peu saillants, le semis de taches rouges du dessous de leur tête n'était représenté que par une dizaine de très petits points rouges et leurs nageoires dorsale et anale n'avaient encore aucune trace de taches noires. Cependant tous avaient la même dentition que les plus grands dont tous les caractères sexuels secondaires étaient bien développés.

L'*intermaxillaire* porte une rangée de dents qui débute postérieurement par une série très régulière de quatre à huit très petites dents coniques et pointues. Immédiatement en avant de cette série se trouve une énorme canine fortement recourbée en dedans, à pointe extrêmement aiguë à laquelle fait suite une petite série de trois à six dents de même forme que la canine mais plus petites. Quelquefois celle de ces petites dents qui se trouve située immédiatement en avant de la canine est plus volumineuse que les autres et constitue une seconde canine. Tout à fait en avant, la rangée de dents de l'intermaxillaire se termine au voisinage de la symphyse par une ou deux dents longues, un peu proclives, presque cylindriques, qui semblent mousses mais qui en réalité sont terminées par un bord tranchant très court et recourbé en dedans. En arrière de ces dents terminales se trouve un groupe de très petites dents, très pointues, disposées sans ordre, qui en arrière, ne dépasse pas le niveau de la canine.

Le *dentaire* du mâle, vers le tiers antérieur de son unique rangée de dents, porte une puissante canine, longue, recourbée en arrière et en dedans, à pointe très acérée. Immédiatement en avant de cette canine principale s'en trouve souvent une, deux ou même trois autres qui, dans les mâles tout à faits adultes, sont souvent aussi développées que la principale.

L'espace situé entre la plus antérieure de ces dents caniniformes et la symphyse, est occupé par des dents tout à fait proclives, hori-

[1] J'ai examiné en outre deux mâles longs de 31 et de 33mm dont les caractères sexuels secondaires n'étaient pas encore développés ; leur dentition était encore identique à celle de la femelle ; cependant sur l'intermaxillaire du plus grand une canine était déjà reconnaissable.

zontales, légèrement dilatées à leur extrémité libre et brusquement terminées par un très court rebord tranchant recourbé en dedans. Les deux ou trois dents qui, sur chaque dentaire, sont situées le plus près de la symphyse sont de très grande taille, constituent de véritables incisives et, dans les individus bien adultes, leur bord tranchant est très superficiellement découpé en plusieurs lobes. En arrière de ces incisives se trouve un petit groupe de très petites dents à pointe émoussée.

Enfin, en arrière de la canine principale, il faut encore mentionner une longue rangée de dents coniques, pointues presque droites; elles sont de deux tailles, les plus antérieures (4 à 6) sont environ deux fois plus fortes que les postérieures au nombre de 10 à 12.

VIII. — *Orifices sexuels*

Ici comme chez le *L. bimaculatus* la papille post-anale n'est pas rigoureusement comparable dans les deux sexes. La femelle possède en effet un cloaque recto-génital et sa papille ne sert qu'à l'évacuation de l'urine; elle n'est donc pas uro-génitale mais simplement urinaire. Sa longueur dépasse un peu celle du tube de la narine antérieure.

La papille génito-urinaire du mâle adulte est très effilée, pointue et mesure deux fois la longueur du tube de la narine antérieure; au contraire celle du mâle jeune ne diffère pas de celle de la femelle. Il résulte de là que cet organe ne pourra guère être utilisé pour la détermination du sexe, puisqu'il n'acquiert un caractère définitif que chez l'animal dont le sexe est déjà très facile à discerner par son habitus extérieur.

Le mâle apte à se reproduire présente encore un autre caractère qu'on ne rencontre ni chez la femelle, ni chez le mâle simplement en voie de maturité sexuelle; ce caractère consiste en ce que les papilles péri-anales subissent une hypertrophie considérable. Les antérieures, tout en s'hypertrophiant, restent coniques et leurs dimensions atteignent ou même dépassent celles de la papille uro-génitale. Quant à celles qui encadrent latéralement la base de cette dernière, elles

perdent généralement leur forme conique et prennent celle d'une lame largement aplatie à contour distal arrondi. Les papilles, ainsi hypertrophiées, sont souvent légèrement pigmentées de brun.

IX. — Ponte

A Roscoff le *L. microcephalus* dépose sa ponte dans les souches du *Laminaria bulbosa* et le mâle veille avec la plus grande sollicitude sur les œufs qu'il a fécondés. Les femelles commencent à pondre en mai et cessent en septembre. Les œufs, comme ceux des autres Lepadogasters, sont collés à la face interne de la souche qui les contient par l'intermédiaire d'un appareil fixateur spécial que j'ai antérieurement décrit et figuré (**1889**, p. 574, pl. XXXIV, fig. 1, 2, 3).



Fig. VI. — Œuf de *L. microcephalus*. *e*, embryon ; *p*, tache pigmentaire. Gross. 41 diamètres. (Guitel, **1888**, pl. XXXIV, fig. 4.)

L'embryon présente une pigmentation caractéristique que j'ai décrite (p. 594) et représentée (pl. XXXIV, fig. 4 à 8). Les fig. VI et VII ne sont que les reproductions photographiques des fig. 4 et 5 pl. XXXIV du mémoire (**1889**) ; en les comparant à la fig. 1 (p. 388) empruntée à Cunningham (**1896**) on verra que le pigment n'apparaît pas de la même manière dans les embryons des deux espèces.

Les descriptions et les figures qui sont citées dans le présent chapitre ont été données comme se rapportant au *L. bimaculatus* ; mais à l'époque où elles parurent, je confondais avec cette espèce le *L. microcephalus* : or j'ai le souvenir très précis que les descriptions et les dessins auxquels je renvoie aujourd'hui, ont été faits sur des pontes trouvées à marée basse dans les souches de Laminaires et appartenant sans aucune espèce de doute, non au *L. bimaculatus* mais bien au *L. microcephalus*.

A l'époque à laquelle remonte mon travail je n'avais pas compris la véritable signification de ce que j'ai appelé alors la « dépression centrale de la base de la coque ». J'ai reconnu depuis que cette « dépression centrale » n'est autre chose que le micropyle placé là au centre de l'appareil fixateur comme cela se produit chez beaucoup de Téléostéens côtiers fixant leurs pontes.

X. — *Appareil génital mâle*

Le testicule (fig. VIII, *td, tg*) du *L. microcephalus* est une glande allongée, atténuée à ses deux extrémités antérieure et postérieure, élargie en son milieu, présentant deux faces, une externe convexe, couverte d'un grand nombre de petits lobules arrondis, saillants, l'autre interne aplatie, limitée sur chacun de ses bords par une rangée de lobules. Le hile occupe l'axe de la face interne et tous les lobules constituant la glande sont disposés perpendiculairement autour de lui.

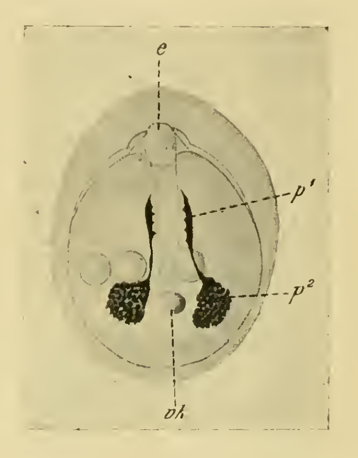


Fig. VII. — Œuf de *L. microcephalus* plus avancé que celui de la fig. VI. *e*, embryon ; p^1, partie antérieure, et p^2, partie postérieure de la tache pigmentaire qui vont bientôt se séparer l'une de l'autre, puis se dissocier chacune en nombreux chromatophores ; *vk*, vésicule de Kupffer. Gross. 41 diamètres. (Guitel, 1888, pl. XXXIV, fig. 5.)

Le canal déférent est un tube de grand diamètre dont le tiers antérieur est complètement replié sur les deux tiers postérieurs et qui s'insère sur la face interne du testicule à une très faible distance de son extrémité postérieure (*cd, cg*). Les deux canaux s'anastomosent postérieurement dans la cavité générale et l'étroit canal éjaculateur qui fait suite à cette anastomose s'engage dans la papille uro-génitale qu'il parcourt dans toute sa longueur au-dessous du canal de l'urèthre (*pug*).

Le canal déférent joue ici, comme chez le *L. bimaculatus*, le

rôle de vésicule séminale ; mais contrairement à ce qui a lieu chez ce dernier, son calibre reste sensiblement le même dans toute sa longueur.

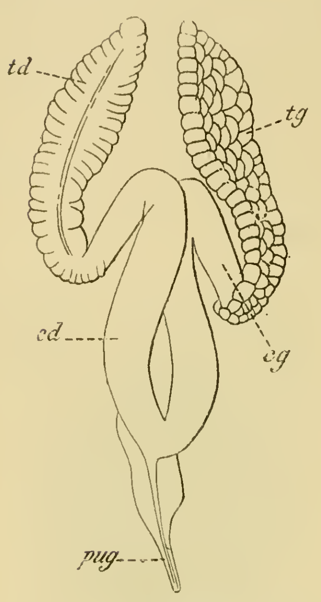


Fig. VIII. — Appareil génital mâle de *L. microcephalus*. *cd*, partie postérieure (directe) du canal déférent droit ; *cg*, partie antérieure (récurrente) du canal déférent gauche ; *tg*, testicule gauche vu par la face externe ; *td*, testicule droit vu par la face interne ; *pug*, papille uro-génitale. Gross. 10 diamètres. (Guitel, 1888, pl. XXXIII, fig. 1.)

Dans le jeune (de 27mm. et au-dessus) le testicule offre déjà la même constitution que chez l'adulte mais il est atténué en pointe fine à ses deux extrémités et à peine renflé en son milieu (fig. IX).

Le canal déférent (*cd*) reste pendant très longtemps droit et grêle et ce n'est que lorsque le mâle commence à acquérir ses caractères sexuels secondaires que ce canal se dilate et se gonfle de sperme.

Peu après et bien avant que la maturité sexuelle ne soit complètement acquise, les canaux déférents commencent à se plier dans leur région tout à fait antérieure (*cg*, fig. VIII).

D'après ce qui précède. on voit que l'appareil génital mâle du *L. microcephalus* est toujours facile à distinguer de celui du *L. bimaculatus*. même chez le jeune.

XI. — *Reins*

Les reins du *L. microcephalus* se distinguent franchement de ceux du *L. bimaculatus* par l'absence de *tubuli contorti* d'origine mésonéphrétique, leur mésonéphros ne comportant que de très nombreux canalicules arborescents privés de glomérules et orientés dans tous les azimuts autour du canal segmentaire : c'est cette importante différence anatomique qui m'a conduit à la distinction des deux espèces qui font l'objet de la présente étude.

Le rein de la femelle ne diffère en rien d'essentiel de celui du mâle ; il semble seulement être un peu plus grêle.

Je me réserve de décrire bientôt en détail le rein du *L. microcephalus* aussi bien que celui du *L. bimaculatus* : c'est pourquoi j'abrège beaucoup ce chapitre en renvoyant à la note préliminaire accompagnée de figures d'extérieur parue antérieurement sur ce sujet (**1902**, p. 173, fig. 4 ; pp. 165 à 169, fig. 1, 2, 3).

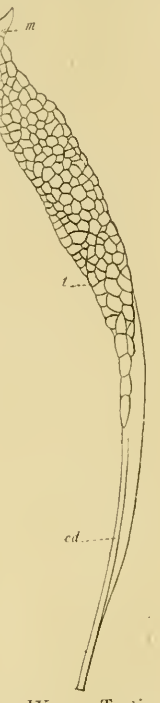


Fig. IX. — Testicule d'un jeune *L. microcephalus* de 27 mm. 5 de longueur vu par la face externe ; *cd*, partie antérieure du canal déférent ; *m*, lambeau de mésorchium ; *t*, testicule. Gross. 40 diamètres.

XII. — Différences sexuelles

Proportions. — La tête de la *femelle* ne diffère pas de celle du mâle jeune, car les faces latérales de ses deux battants operculaires sont presque planes et sensiblement parallèles ; elles ne portent en effet qu'un sillon vertical très superficiel, déterminé par la saillie extrêmement faible du temporal et situé en avant du milieu de leur longueur (fig. 7, 8, 10).

Dès que le mâle commence à acquérir ses caractères sexuels secondaires, ses muscles temporaux s'élargissent, s'allongent, et sa région operculaire, primitivement aplatie (fig. 11), devient de plus en plus convexe à mesure que son développement s'accentue[1] (fig. 12, V. 13). Je ne répéterai pas ici ce qui a été dit au chapitre des Proportions (p. 410), je me contenterai de rappeler que chez la femelle le diamètre longitudinal de l'œil est contenu de 2,6 à 3.4 fois dans la largeur de la tête tandis que

[1] Je n'ai rencontré qu'une seule exception à cette règle. Elle m'a été fournie par un mâle tout à fait malingre, atteint d'une malformation de la caudale et présentant toutes les apparences d'un individu anormalement développé. Dans cet animal, pêché à l'arrière-saison (octobre), qui mesurait 43 mm. de longueur, les taches noires de la dorsale et de l'anale, ainsi que le semis de taches pourpre de la gorge, étaient normalement constitués ; mais *les muscles temporaux avaient subi un arrêt absolu de développement*, de sorte que les rapports 3 et 4 étaient 5.73 et 1.8, comme dans la femelle ou le très jeune mâle.

chez le mâle ce même diamètre est contenu de 2,4 fois à près de 6 fois (5,9) dans la même largeur. On peut donc dire que la tête du mâle est, toutes proportions gardées, d'autant plus large que celui-ci est plus rapproché de l'état de maturité sexuelle. Les fig. 11, 12, V et 13 font mieux saisir ce fait que toutes les descriptions[1].

Coloration. — Le chapitre V (p. 434) est entièrement consacré à la description des différences de coloration d'origine sexuelle. Je me contenterai donc ici de renvoyer à cette description.

Dentition. — A la mâchoire supérieure le *mâle* présente une très grosse canine ; à la mâchoire inférieure il y a également une volumineuse canine souvent précédée de 1, 2 ou 3 dents caniniformes très développées chez l'adulte. Les canines manquent chez la *femelle*.

Les incisives du *mâle* sont très développées, très proclives, dilatées à leur extrémité libre et terminées par un court tranchant finement lobulé. Chez la *femelle* ces incisives beaucoup moins fortes sont simplement terminées par une pointe très courte.

Orifices sexuels. — La *femelle* possède un cloaque recto-génital et sa papille post-anale, purement urinaire, dépasse un peu la longueur du tube de la narine antérieure.

Le *mâle*, au contraire, a une papille génito-urinaire et la longueur de cet organe est le double de celle du tube antérieur de la narine.

Papilles péri-anales. — Chez le mâle apte à la reproduction, les

[1] J'ai longtemps été embarrassé par les mâles jeunes dont les caractères sexuels secondaires ne sont pas encore développés et qui par suite de ce fait ne peuvent être distingués des femelles. L'identité de structure des reins dans les trois formes que je rencontrais (mâles à muscles temporaux très saillants, mâles et femelles à muscles temporaux très peu saillants) me faisait pressentir l'identité spécifique de ces trois formes ; mais je n'ai pu acquérir la certitude de cette identité qu'en élevant en captivité des mâles de la seconde forme. Quatre individus ressemblant tout à fait à des femelles mais que je soupçonnais devoir être des mâles ont été mis en observation à Roscoff ; l'un d'eux mesurait 33mm5 et fut pris le 4 août : les autres mesurant 32,5, 35 et 38mm5 furent pêchés le 17 septembre. Le 19 janvier suivant, le froid les fit périr tous les quatre, mais je pus constater : 1° que les longueurs des cinq animaux étaient devenues 42,5, 41, 42, 45mm5 ; 2° que leurs muscles temporaux commençaient à s'hypertrophier et dépassaient déjà en arrière leur limite habituelle ; 3° que les premiers points rouges apparaissaient sous la gorge ; enfin 4° que quelques rares points pourpres se montraient déjà sur les nageoires dorsale et anale de trois au moins des quatre individus mis en expérience. Ces résultats, quoique incomplets, sont suffisants pour lever tous les doutes en ce qui concerne l'identité spécifique des mâles de petite taille ayant l'habitus extérieur des femelles.

papilles péri-anales encadrant la base de la papille uro-génitale sont hypertrophiées, aplaties et diffèrent ainsi beaucoup de celles situées plus en avant. Celles-ci conservent leur forme conique mais subissent également une hypertrophie qui, fréquemment, les rend plus volumineuses que la papille uro-génitale elle-même.

L'ordre dans lequel apparaissent ces différents caractères sexuels secondaires n'est pas indifférent.

Je n'ai pas recherché le stade précis auquel apparaissent les canines, mais, d'après les quelques documents que je possède, elles doivent se développer au moment même où les muscles temporaux commencent à peine à se distinguer de ceux de la femelle. Il est même très possible que ces dents soient déjà reconnaissables avant que le sillon dorso-ventral de la région operculaire du jeune n'ait commencé à rétrograder par suite de l'augmentation de volume du muscle temporal[1].

Les premières taches pourpre du milieu de la région branchiostège font leur apparition sous la forme de petits points rouges très peu après le début de la dilatation des muscles temporaux.

Les taches foncées de la dorsale et de l'anale n'apparaissent que plus tard sous la forme de points de couleur pourpre qui grandissent peu à peu et finalement se fusionnent. Les taches ainsi formées n'acquièrent leur état définitif que lorsque l'animal est parfaitement apte à la reproduction.

Enfin les papilles péri-anales hypertrophiées ne s'observent que lorsque les dites taches sont nettement indiquées.

XIII. — *Synonymie*

Lepadogaster bimaculatus, M'Intosh (**1866**, p. 613), (**1875**, p. 177), Guitel (**1889**, pp. 19, 22, 154, 150, 172, 180, 200, 204, fig. 11, pl. XXXII ; fig. 1, pl. XXXIII ; fig. 1 à 8 pl. XXXIV ; fig. 8, pl. XXXV), (**1890**, p. 759). Brasil (**1900**, p. 83).

[1] Si cela était, il y aurait là un moyen de distinguer la femelle du très jeune mâle ; mais il ne pourrait guère s'appliquer aux animaux vivants.

? *Lepadogaster Couchii*, Kent (1883, p. 55 et 56).

? *Lepadogaster dentatus*, Facciola (1887, p. 3).

Lepadogaster microcephalus, Brook (1889, p. 166, 2 fig.), Byrne (1902, p. 102), Guitel (1902 *a*, p. 209), (1902 *b*, p. 170); (1903, p. XCVII).

Lepadogaster stictopteryx, Holt et Byrne (1898, p. 589).

? *Lepadogaster punctatus*, Guichenot (1850, p. 110, pl. VI, fig. 5).

? *Lepadogaster lineatus*, Guichenot (1850, p. 110, fig. 3, pl. VI).

XIV. — Diagnose

Caractères externes

a. — Nageoires. — La dorsale et l'anale sont nettement séparées de la caudale. Le premier rayon de l'anale est presque toujours (97, 6 % des femelles et 95,3 % des mâles) *situé au-desssous ou en avant du deuxième de la dorsale.* Dans les autres cas ce même rayon recule au-dessous de la deuxième membrane inter-radiaire et même au-dessous du troisième rayon de la dorsale.

Le rapport que l'on obtient en divisant la longueur de l'espace inter-anal par celle de l'anale oscille entre 0,40 et 0,85.

La formule des rayons de la dorsale et de l'anale est D. 5 à 7 ; A. 5 à 7 ;

Le nombre des rayons peut être égal dans les deux nageoires ; mais il arrive aussi que l'anale ait un rayon de plus que la dorsale et même que ce soit la dorsale qui compte un rayon de plus que l'anale.

La peau qui recouvre les premiers rayons de la dorsale est beaucoup plus épaisse que chez le *L. bimaculatus* ; la même particularité s'observe dans l'anale mais à un degré moindre.

Le nombre des rayons de la pectorale varie de 20 à 24.

La formule de la caudale est

$$3 \text{ à } 5 + 6 \text{ à } 7 + 6 \text{ à } 7 + 3 \text{ à } 5^{1}$$

le nombre total de ses rayons oscille entre 18 et 22.

[1] Les chiffres extrêmes se rapportent aux petits rayons simples dorsaux et ventraux et les chiffres médians aux rayons articulés dorsaux et ventraux.

Proportions de la femelle — La longueur de la tête est contenue 3,1 à 3,4 fois et sa largeur 5 à 5,7 fois dans la longueur totale.

La largeur de la tête est comprise 1,5 à 1,7 dans sa propre longueur.

L'espace préorbitaire est contenu 0,7 à 0,9 fois dans l'interorbitaire.

Le diamètre longitudinal de l'œil est, toutes proportions gardées, plus grand chez le jeune que chez l'adulte et plus grand chez la femelle que chez le mâle ; il est contenu 1 à 1,3 fois dans l'espace interorbitaire, 1,3 à 1,5 fois dans l'espace préorbitaire et 3 à 3,4 fois dans la largeur de la tête.

Ce dernier rapport montre que la largeur de la tête du *L. microcephalus* femelle ne varie que dans d'étroites limites, ce qui est aussi le cas chez le *L. bimaculatus* des deux sexes.

Proportions du male. — La longueur de la tête est contenue 3 à 3,5 fois dans la longueur totale.

La largeur de la tête varie avec l'état de maturité sexuelle de l'animal. Chez le jeune cette largeur est contenue 5,8 fois dans la longueur totale tandis que chez le mâle tout à fait adulte elle arrive à n'y être contenue que 3,8 fois. Tous les intermédiaires s'observent entre ces deux chiffres extrêmes. Ces différences tiennent au développement des muscles temporaux dont le volume est d'autant plus grand que l'état de maturité sexuelle est plus avancé.

La largeur de la tête est comprise de 1,1 à 1,8 fois dans sa propre longueur.

L'espace préorbitaire est contenu de 0,75 à 1,4 dans l'interorbitaire.

Le diamètre longitudinal de l'œil est, toutes proportions gardées, plus grand chez le jeune que chez l'adulte et plus petit chez le mâle que chez la femelle, il est contenu de 1 à 2 fois dans l'espace interorbitaire, et dans l'espace préorbitaire. La largeur de la tête le contient de 2,4 à 6 fois suivant l'état de maturité sexuelle de l'animal.

Dans les deux sexes le museau est légèrement protractile ; ses bords latéraux font entre eux un angle de 30 à 40° et son extrémité est large, tronquée ou plutôt terminée par une courbe à grand rayon.

La largeur de la queue prise au niveau des aisselles des pectorales est comprise 5 à 6 fois dans sa longueur ; cela donne pour l'angle des faces latérales de cet organe une valeur de 9° à 12°.

Coloration. — Elle est extrêmement variable. Les livrées principales sont :

1°) Le vert uniforme plus ou moins foncé, lavé de jaune ou de rouge (p. 421) ;

2°) Le vert marbré (p. 423) ;

3°) Le marron acajou uniforme plus ou moins foncé (p. 424) ;

4°) Le marron marbré (p. 428) ;

5°) Le marron à grandes taches dorsales blanches (p. 425).

Dans les deux sexes la dorsale et l'anale portent antérieurement une tache de même couleur que la teinte somatique générale. Cette tache intéresse les 2 ou 3 premières membranes inter-radiaires de la dorsale, elle est un peu moins étendue sur l'anale.

Le mâle possède plusieurs particularités de coloration qu'on ne rencontre pas chez la femelle.

1°) Sous la tête, immédiatement en avant de la ventouse antérieure, se trouve un semis de petites taches rouges qui s'irradie jusque sous la mâchoire supérieure. Sur la membrane branchiostège ces taches sont de couleur pourpre foncé et se détachent sur un fond blanc ; sous la mandibule et la mâchoire supérieure elles sont de couleur rose. Les taches pourpre apparaissent les premières.

2°) La joue du mâle adulte est envahie par la pigmentation de la face dorsale de la tête.

3°) La dorsale et l'anale portent chacune en arrière de leur tache verte ou marron déjà mentionnée, une large tache noire ou pourpre presque noir qui s'atténue jusqu'à disparaître sur le bord libre dorsal et postérieur de chaque nageoire. Ces taches deviennent rouge carmin vif dans l'alcool à 70° et brun Van Dyck dans l'eau de mer additionnée de 2 % de formol.

La femelle a le dessous de la tête incolore, ses joues sont également achromatiques et le pigment dorsal s'arrête brusquement vers

le milieu de leur hauteur. Les taches noires ou pourpre de la dorsale et de l'anale manquent totalement.

Narines. — Il n'y a pas de tentacules nasaux. Chaque orifice nasal est entouré d'un tube; celui de la narine antérieure a deux fois la longueur de celui de la narine postérieure; il est presque égal au diamètre vertical de la pupille.

Dentition. — La femelle est dépourvue de canines et il en est de même du très jeune mâle; mais de très bonne heure ce dernier acquiert une très forte canine à chaque mâchoire. Sa canine inférieure est même souvent précédée de une à trois dents caniniformes très fortes.

Il y a des incisives à chaque mâchoire; celles du bas sont tout à fait horizontales, celles du haut seulement un peu proclives.

Chez la femelle toutes ces incisives sont terminées par une très courte pointe recourbée en dedans; chez le mâle par un tranchant conformé de même; les inférieures sont dilatées à leur extrémité distale et leur tranchant est multilobulé.

Papilles anales. — Chez le mâle tout à fait adulte les papilles péri-anales postérieures sont considérablement élargies et aplaties; les autres s'hypertrophient également mais conservent leur forme conique.

Papille urinaire. — La femelle possède un cloaque recto-génital et sa papille urinaire plus courte et moins effilée que celle du mâle est un peu plus longue que le tube de la narine antérieure. Le mâle n'a pas de cloaque mais une papille uro-génitale très effilée et deux fois plus longue que le tube nasal antérieur.

Caractères internes

Vertèbres. — Le nombre des vertèbres, y compris la dernière, varie entre vingt-neuf et trente-deux.

Rein. — Le rein est privé de *tubuli contorti* mésonéphrétiques; le mésonéphros n'est constitué que par des canalicules arborescents sans glomérules de Malpighi.

Appareil génital mâle. — Le testicule est atténué à ses deux extrémités, sa face externe est convexe et lobulée, l'interne est aplatie. Le canal déférent est droit et grêle chez le jeune; chez l'adulte il se dilate en une vésicule séminale cylindrique dont l'extrémité antérieure est complètement repliée en crochet à concavité postérieure.

XV. — Distribution géographique et bathymétrique

Je ne possède que fort peu de documents sur l'habitat du *L. microcephalus* et cela s'explique facilement si l'on se rappelle que cette espèce a été confondue avec le *L. bimaculatus* jusqu'à Brook (**1889**) et même après lui.

A Roscoff, le *L. microcephalus* se rencontre surtout dans les souches du *Laminaria bulbosa*, où il est très abondant. C'est là qu'il dépose ses œufs de mai à septembre; mais on l'y rencontre déjà en février et j'ai encore pu capturer quelques individus de cette espèce le 10 octobre. En février aucun mâle n'est encore en possession des taches noires de l'anale et de la dorsale.

Le *L. microcephalus* a été pris quelquefois à un niveau plus élevé que celui des Laminaires, ainsi Charles Marty, l'intelligent et sympathique gardien du Laboratoire de Roscoff, me dit l'avoir pris dans l'herbier de Zostères situé entre la Vache et le Benven en face de l'entrée du port; dans l'herbier situé entre l'Ile Verte et le Laboratoire et enfin à l'ouest de Carrec ar Vas toujours parmi les Zostères.

Nous avons vu d'autre part (p. 400) qu'il n'est pas rare de prendre cette espèce à la drague en même temps que le *L. bimaculatus* par des fonds de 5 à 16 mètres.

Brasil (**1900** p. 83) dit avoir récolté le *L. bimaculatus* en très grande abondance sous les pierres des rochers littoraux à Luc-sur-Mer pendant l'été de 1900; il s'agit très probablement du *L. microcephalus* car le *L. bimaculatus* semble n'avoir jamais été pris dans la zone des marées.

M. Malaquin, professeur à la Faculté des sciences de Lille, m'a communiqué cinq Lepadogasters provenant de Concarneau (3 ♂ et 2 ♀) que j'ai pu déterminer comme appartenant au *L. microcephalus*.

M. Cuénot, professeur à la Faculté des sciences de Nancy, m'a communiqué un exemplaire d'un Lepadogaster qu'on pêche dans le bassin d'Arcachon par marées moyennes et qui dépose ses œufs sur la face interne des coquilles d'huîtres, c'était un *L. microcephalus* mâle en possession de tous ses caractères sexuels secondaires. D'autre part, M. Gruvel, professeur à la Faculté des sciences de Bordeaux, m'a envoyé un Lepadogaster pris à la seine par un fond de 3 à 4 mètres sur les crassats[1], dans un chenal, entre des parcs à huîtres du même bassin d'Arcachon. Ce petit poisson était un *L. microcephalus* mâle auquel il ne manquait que les taches noires de l'anale et de la dorsale pour posséder tous ses caractères sexuels secondaires. D'après M. Gruvel « cet animal se rencontre en abondance dans les collecteurs quand on enlève les tuiles pour faire le détroquage. »

Moreau (**1881** p. 363) indique le *L. bimaculatus* à « Arcachon dans les crassats », mais d'après ce qui précède il s'agit sans nul doute du *L. microcephalus*.

J'ai pris en 1902, à l'Ile Petite dans la baie de Banyuls-sur-Mer, un Lepadogaster qui a tous les caractères du *L. microcephalus* mâle non encore tout à fait adulte. Pour plus de certitude j'ai extrait et monté ses reins qui se sont trouvés être tout à fait identiques à ceux de cette espèce dont la présence dans la Méditerranée se trouve ainsi démontrée. Ce fait m'engage encore plus fortement à considérer comme des *L. microcephalus* les *L. punctatus* et *L. lineatus* trouvés sur la côte d'Algérie par Guichenot (**1850** p. 110) et très insuffisamment décrits par cet auteur.

M'Intosh (**1862-1866** p. 613; **1875** p. 177) signale la présence du

[1] « On désigne à Arcachon sous le nom de « Crassats » les fonds un peu plus élevés » sur lesquels sont placés les parcs à huîtres. » (Communication de M. Gruvel.)

L. bimaculatus aux îles Hébrides (North Uist) et à Saint-Andrews mais « in the laminarian region » d'où je crois pouvoir conclure qu'il s'agit réellement du *L. microcephalus*.

Brook (1889 p. 167) a dragué son *L. microcephalus* par 3 à 4 brasses dans le Loch Boisdale (Hébrides, South Uist) et par 10 à 15 brasses dans le Firth of Lorne. Dans le Loch Fyne et la baie de Rothesay il l'a pris à marée basse. Toutes ces localités appartiennent à la côte occidentale d'Écosse.

D'après Brook « le *L. microcephalus* fréquente ordinairement les » eaux éloignées de la côte. En certaines régions une grande quantité » d'individus de cette espèce viennent au rivage au commencement » de l'été, évidemment pour pondre et ils peuvent ainsi être pris » en grand nombre à marée basse ; mais il est également certain que » pendant neuf à dix mois de l'année aucun spécimen ne se rencontre » dans les mêmes localités. »

Les choses ne se passent pas de la même manière à Roscoff ; j'ai dit plus haut que dans cette localité le *L. microcephalus* a été rencontré de février à octobre, c'est-à-dire pendant neuf mois sur douze, parmi les Laminaires ; il n'a pas été cherché là pendant les autres mois et je ne saurais dire s'il s'y rencontre ; mais il a été pris en plein hiver dans les herbiers de Zostères. (Voir p. 450.)

Holt et Byrne (1898 p. 589) indiquent la présence de leur *L. stictopteryx* (= *L. microcephalus* Brook ♂) à Plymouth et dans le Loch Craignish en Argyllshire (côte O. de l'Écosse).

D'après ces auteurs à « Plymouth l'habitat du *L. microcephalus* » paraît être plus littoral que celui du *L. bimaculatus* et ses œufs se » trouvent dans les bulbes du *Laminaria bulbosa*. »

Dans une lettre que M. Byrne m'a fait l'honneur de m'adresser, cet habile ichthyologiste m'informe qu'il a pris le *L. microcephalus* à Plymouth et dans l'estuaire de la rivière Yealm (à 6-7 kilomètres à l'Est de Plymouth). Il a toujours rencontré ce petit poisson dans les prairies de Laminaires ou de Zostères, soit au bord de la mer, soit par 6 à 10 mètres de profondeur.

Enfin S. Kent (1883 p. 56) donne son *L. Couchii* comme abondant sur les côtes de Jersey et de Guernesey et assez abondant sur celles des comtés de Devon et de Cornwall.

En résumé, d'après le petit nombre de documents que nous possédons actuellement, le *L. microcephalus* se trouve en Écosse, dans la Manche (Plymouth, Roscoff), dans l'Océan (Concarneau, Arcachon) et dans la Méditerranée (Banyuls-sur-Mer). Il remonte plus haut que le *L. bimaculatus*, puisqu'on le pêche à la limite des marées parmi les Laminaires et même beaucoup plus haut parmi les Zostères: mais il se rencontre aussi à des profondeurs plus grandes et jusqu'à 15 brasses d'après Brook (1889 p. 167).

Comparaison des Lepadogaster bimaculatus et microcephalus.

Je ne rappellerai pas ici les caractères distinctifs dont on trouvera la description détaillée dans le corps de ce mémoire et le résumé dans les deux longues diagnoses qui précèdent (pp. 393 et 446). Mon but en écrivant ce chapitre est uniquement de faciliter la détermination des deux espèces qui font l'objet de cette étude en indiquant dans chaque cas particulier les points qu'il faudra de préférence examiner.

Envisageons d'abord le cas du *L. microcephalus* mâle adulte en possession de ses caractères sexuels secondaires et vivant. Nous le distinguerons facilement du *L. bimaculatus* aussi bien mâle que femelle grâce aux deux taches noires de ses nageoires dorsale et anale, à la forte saillie de ses joues, à sa queue effilée, à la forme de son museau et aux petites taches pourpres et roses qui ornent le dessous de sa tête.

Si l'animal est un mâle jeune mais en voie de maturité sexuelle les taches noires de sa dorsale et de son anale pourront manquer totalement mais les taches de couleur verte ou marron qui occupent la partie antérieure de ses nageoires et qui ne manquent jamais, même

chez l'animal très jeune, sont caractéristiques de l'espèce. La saillie arrondie du muscle temporal reportant le sillon dorso-ventral du battant operculaire au delà du milieu de celui-ci, la largeur de la queue, la forme du museau et les quelques petits points rouges représentant les premières taches pourpre en voie d'apparition, constituent autant de caractères dont la constatation sera suffisante pour affirmer la détermination. Dans les jeunes individus, la présence des canines aux deux mâchoires fournira une très forte présomption en faveur du *L. microcephalus*.

Si les animaux que nous venons de considérer sont conservés dans l'alcool les taches de la dorsale et de l'anale seront devenues rouge carmin dans l'alcool faible et pourraient avoir totalement disparu dans l'alcool fort ; il en sera de même des taches ou des points rouges du dessous de la gorge : mais, la saillie des joues, la longueur de la queue, la forme du museau, auront conservé toute leur valeur. En outre, le rapport de position des nageoires dorsale et anale, le rapport de largeur de l'espace interanal et de l'anale, le rapport de longueur des tubes nasaux, constituent encore de précieux caractères.

S'il s'agit du *L. microcephalus* femelle ou mâle très jeune la difficulté est déjà plus grande ; cependant, si l'animal est vivant, on parviendra encore facilement à la détermination, car les taches vertes ou marron du commencement de la dorsale et de l'anale constituent un caractère qui ne se rencontre jamais chez le *L. bimaculatus*. En outre la longueur de la queue et la forme du museau ne peuvent tromper.

Certains individus, aussi bien mâles que femelles, de couleur marron, peuvent présenter sur les flancs et sur les opercules des piliers disposés régulièrement qui rappellent à s'y méprendre ceux du *L. bimaculatus* femelle ou jeune ; cependant, dans ce cas, le premier pilier n'est jamais plus foncé que les autres comme cela a très souvent lieu chez le *L. bimaculatus* et, en outre, les taches situées sous la tête n'ont pas la même disposition que chez ce dernier.

Si les femelles ou les jeunes mâles sont conservés on aura recours au rapport de position des nageoires dorsale et anale, au rapport de longueur de l'espace interanal et de l'anale, à la forme et à la largeur du museau, aux proportions de la queue et aux rapports de longueur des tubes nasaux.

Le *L. bimaculatus* vivant des deux sexes se reconnaîtra toujours facilement à son système de coloration qui, malgré ses variations, comporte un certain nombre de caractères constants. (Voir pp. 378 et 384).

Dans l'alcool, surtout lorsqu'il a été employé en grande quantité ou renouvelé plusieurs fois, le pigment rouge est complètement dissous. La partie qui disparaît la dernière est l'ocelle post-pectoral du mâle.

Néanmoins on aura encore comme bases solides pour la détermination la forme très particulière du museau, qu'avec un peu d'habitude on reconnaît à première vue, la brièveté de la queue, les rapports de position des nageoires dorsale et anale, le rapport de longueur de l'espace interanal et de l'anale, la brièveté du tube nasal antérieur et l'absence presque totale de tube postérieur.

Enfin dans tous les cas douteux on pourra extraire le rein, le colorer et le monter. Les pelotons que forment les *tubuli contorti* mésonéphrétiques sont toujours faciles à distinguer, même lorsque la fixation des reins est des plus défectueuses, comme c'est le cas pour des animaux de collection placés tout entiers dans l'alcool.

Le tableau dichotomique suivant résume les principaux caractères des *Lepadogaster microcephalus* et *bimaculatus* des deux sexes.

CAUDALE SÉPARÉE DE LA DORSALE ET DE L'ANALE.
DORSALE AYANT DE 5 A 7 RAYONS

Museau presque aussi large à son extrémité qu'à sa base, à bords latéraux faisant entre eux un angle de 30° à 40°. Largeur de la queue contenue cinq à six fois dans sa longueur. Premier rayon de l'anale au-dessous ou en avant du deuxième de la dorsale. Le rapport de la longueur de l'espace interanal à celle de la nageoire anale oscille entre 0,40 et 0,85. Une tache verte ou marron acajou bien développée à l'origine de la dorsale et de l'anale. Reins sans *tubuli contorti* mésonéphrétiques.	Joues rendues plus ou moins saillantes et arrondies par le grand développement des muscles temporaux. Une canine supérieure et au moins une inférieure. Une large tache noire ou pourpre sur la dorsale et sur l'anale (présente seulement chez l'adulte). Sous la gorge de petites taches pourpre d'autant plus abondantes que l'animal est plus rapproché de la maturité sexuelle.	**L. microcephalus** ♂
	Joues aplaties portant même un léger sillon dorso-ventral. Pas de canines. Dorsale et anale sans tache noire. Gorge incolore.	**L. microcephalus** ♀ **et très jeune** ♂
Museau beaucoup plus étroit à l'extrémité qu'à la base, à bords latéraux faisant entre eux un angle de 60° à 70°. Largeur de la queue contenue trois à quatre fois dans sa longueur. Premier rayon de l'anale généralement au-dessous ou en arrière du troisième de la dorsale. Le rapport de la longueur de l'espace interanal à celle de la nageoire anale oscille entre 1,25 et 1,75 et descend rarement jusqu'à l'unité. Tache de l'origine de la dorsale et de l'anale très basse, presque nulle et toujours rouge. Reins à *tubuli contorti* d'origine mésonéphrétique.	Un ocelle pectoral pourpre cerné de jaune pâle. Joues et dessous de la tête presque uniformément rouges. Rarement une canine à chaque mâchoire.	**L. bimaculatus** ♂
	Teinte rouge du dos se prolongeant sur les flancs et les joues sous la forme de piliers de même couleur. Gorge marquée de taches rouges isolées. Jamais de canines.	**L. bimaculatus** ♀ **et très jeune** ♂

HISTORIQUE

J'ai résumé précédemment (pp. 396 et 450) tout ce qui a trait à la distribution géographique et bathymétrique des deux espèces qui font l'objet de cette étude. Je laisserai par suite ce point complètement de côté dans le présent historique.

Pennant (**1776**. p. 397) est le véritable parrain du *L. bimaculatus*[1]. En raison de cette circonstance, je reproduis ici dans son intégralité la description de cet auteur :

« Her Grace the Dutchess Dowager of Portland did me the honor » of communicating the following species.

» This is a new kind of Sucker found near Weymouth, which ought to be placed after N° 59[2], and may be called the Bimaculated.

» The head is flat and tumid on each side.

» The body taper.

» The pectoral fins placed unusually high. It has only one dor- » sal fin ; placed low, or near the tail.

» The tail is even at the end.

» The color of the head and body is of a fine pink ; of the fins » whitish. On each side of the engine of adherence on the belly, » is a round black spot. »

Il n'y a à retenir de cette courte description que la coloration (fine pink) et surtout la mention de l'ocelle post-pectoral (a round black

[1] Beaucoup d'ichthyologistes donnent Fleming comme parrain du *L. bimaculatus*, cela provient sans doute de ce que cet auteur a été le premier à le décrire sous ce nom avec sa terminaison latine ; mais Pennant est le véritable créateur du mot *Bimaculated* appliqué à cette espèce. Au surplus cet auteur connaissait très bien le nom générique de *Lepadogaster* créé quelques années auparavant (1770) par Goüan pour son Barbier ou Porte-écuelle (*L. Goüanii*, Lacépède) car il le donne en synonymie de ce dernier qu'il décrit comme troisième espèce de « Sucker » sous le nom de « Jura Sucker ». Quelques auteurs, même parmi les plus récents, donnent Donovan et même Yarrel comme parrains du *L. bimaculatus*. Les règles adoptées de nos jours pour la nomenclature ne laissent pas place au doute et on doit écrire *Lepadogaster bimaculatus* Pennant.

[2] Le n° 59 est justement le « Jura Sucker » ou *L. Goüanii* Lacépède dont il est question dans la note précédente. Ce passage de Pennant nous montre que cet auteur avait parfaitement reconnu la parenté de ses « Jura Sucker » et « Bimaculated Sucker ». Les deux autres Sucker qu'il décrit sous les numéros 57 et 58 sont le Lump Sucker (*Cyclopterus lumpus* L.) et le Unctuous Sucker (*Liparis vulgaris* Flem.).

spot) qui suffit à caractériser le mâle de l'espèce, mais seulement le mâle.

Pennant donne deux mauvaises figures (pl. 22) qui ont cependant le mérite de ressembler à l'animal qu'elles veulent représenter: ce qui n'est pas toujours le cas pour d'autres de date plus récente.

La forme générale du corps est assez exactement indiquée : celle du museau est très reconnaissable, mais dans la vue ventrale les deux ocelles sont inexactement placés. Je donne ici (fig. X) la reproduction photographique des deux dessins de Pennant.

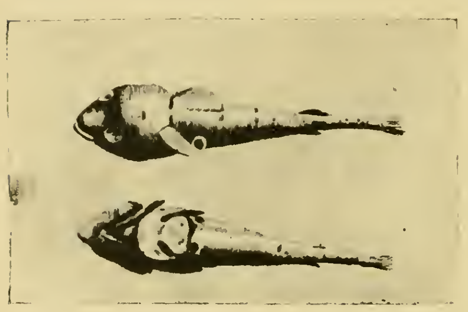


Fig. X. — Reproduction photographique des deux gravures de Pennant (1776, pl. 22) représentant son « Bimaculated Sucker » de grandeur naturelle.

Bonnaterre (1788, p. 29) reproduit en partie la description de Pennant qu'il semble emprunter entièrement à Pallas[1]. Sa figure 355 (pl. 86) est la copie de celle de l'auteur anglais représentant l'animal vu de dos.

Artedi (1792, p. 490) et Shaw (1804, p. 398) citent presque littéralement la diagnose de Pennant.

Lacépède (1800, p. 67) ne fait allusion qu'à la position soi disant particulière des pectorales et à l'ocelle pectoral : toujours d'après Pennant.

Bloch (1801, p. 199) ne rappelle que les termes principaux de la description de l'auteur anglais : il ajoute, évidemment d'après la figure de ce dernier, que la dorsale est opposée à l'anale.

Montagu (1804, p. 294) semble être le premier auteur qui ait revu le *L. bimaculatus* après Pennant. Il complète la diagnose de ce dernier par quelques détails relatifs à la taille, à la coloration, à la peau et à la dentition : enfin il rectifie et complète comme il suit

[1] Je n'ai pu découvrir l'ouvrage de Pallas dans lequel cet auteur a décrit le *L. bimaculatus* et auquel Bonnaterre se rapporte.

sa description de l'ocelle post-pectoral : « ... is a purple spot. » surrounded by a ring of white....[1] »

Dans un autre mémoire le même auteur (1811, p. 92) s'exprime de la manière suivante : « I have been equally puzzled with the fry of » *Cyclopterus bimaculatus*, which are of a green colour, minutely » speckled with blue and without the smallest trace of the pectoral » spots :.. » Il est probable qu'il s'agit ici de l'alevin du *L. microcephalus*.

Donovan (1806, pl. LXXVIII) cite en entier la diagnose de Pennant, mais il estime avec raison celle de Montagu « more copious and satisfactory. »

Il a trouvé un spécimen du *L. bimaculatus* et il confirme la rectification apportée par Montagu à la description de l'ocelle post pectoral, donnée par Pennant. Il indique pour la première fois la formule des rayons (D. 5, P. 11 ; V. 4, A. 5 : C. 12). Les trois figures qu'il publie sont beaucoup meilleures que celles de Pennant : la forme du corps et celle du museau sont exactement reproduites, il en est de même du rapport de position des nageoires. Quant au système de coloration, l'individu représenté devait avoir une livrée très claire comme le cas se présente quelquefois.

Turton (1807, p. 115) emprunte sa diagnose à Montagu et à Donovan.

Risso a décrit le *L. bimaculatus* au moins deux fois sous deux noms différents. La première fois (1810, p. 74) sous le nom de *L. ocellatus*, la seconde (1826, p. 275) sous celui de *L. Desfontanii*. Ses descriptions sont vagues et fort insuffisantes et il serait tout à fait impossible de reconnaître l'animal auquel elles se rapportent sans la mention de « la belle tache ronde, violette, entourée d'un cercle » argenté qui semble former un œil avec sa prunelle... » A la fin de la description de son *L. ocellatus* (1810), Risso dit : « Il pourrait se » faire que cette espèce fût la même que celle décrite par Pennant

[1] Il faut dire cependant que chez certains individus l'ocelle est d'un pourpre tellement foncé qu'il paraît noir.

» sous le nom de *Bimaculated Sucker.*» mais cela ne l'a pas empêché de reproduire la même description un peu complétée pour l'appliquer seize ans plus tard (1826) à son *L. Desfontanii.*

L'auteur donne une très mauvaise figure de cette espèce (fig. 39). La forme est plutôt celle du *L. Gouanii* que celle du *L. bimaculatus* : la dorsale a 17 rayons, l'anale 11, ce qui est en contradiction avec le texte qui porte D. 5 ; A. 5 ; la tache ocellée a son centre situé exactement au-dessous de l'origine de la dorsale, elle est par conséquent entièrement en arrière de la pectorale ; enfin la teinte générale est jaune grisâtre marquée de petits points noirs. L'animal est donc tout à fait méconnaissable.

Plusieurs auteurs (Gunther, Canestrini, Day, Moreau, etc.) considèrent encore comme synonymes du *L. bimaculatus* deux autres espèces décrites par Risso : les *L. reticulatus* (1810, p. 77 : 1826, p. 277) et *Mirbeli* (1820, p. 249 : 1826, p. 278). Cette assimilation était permise tant que le *L. bimaculatus* était la seule espèce connue possédant des nageoires dorsale et anale comparables à celles des deux espèces de Risso ; mais aujourd'hui que le *L. microcephalus* Brook est dans le même cas, on est obligé à plus de circonspection. J'estime pour ma part que les deux descriptions de Risso sont tout à fait insuffisantes et qu'elles devraient disparaître de la synonymie.

Fleming (1828, p. 190) donne une courte diagnose dont les éléments sont empruntés à Pennant, Montagu et Donovan.

Jenyns (1835, p. 470) semble avoir observé le *L. bimaculatus*, cependant sa description n'est pas plus précise que les précédentes : il remarque, après Fleming, l'absence de tentacules en avant des yeux.

W. Thompson (1835, p. 82) a trouvé sur la côte du comté de Down deux spécimens du *L. bimaculatus* privés des taches qui ont fait donner à cette espèce son nom vulgaire et son nom scientifique. Plus tard, sur douze individus obtenus par des dragages profonds dans la baie de Belfast, un ou deux étaient dans le même cas.

Le même auteur revient plus tard (1856, p. 212) sur le même fait

et déclare en outre que les deux premiers individus privés de taches avaient la taille de l'adulte.

Les spécimens privés de taches dont parle THOMPSON étaient bien certainement des femelles ; c'est la première observation de ce genre que nous enregistrons.

THOMPSON relate encore (p. 213) que Hyndman a dragué en juin 1844 une coquille de *Venus virginea* dans laquelle se trouvait un *L. bimaculatus* avec ses œufs. Ce fait se trouve, je crois, signalé ici pour la première fois. THOMPSON décrit rapidement la ponte en question, mais il attribue faussement à l'œuf une forme globulaire ; cette erreur a déjà été relevée par HOLT (**1891**, p. 447).

YARREL (**1836**, p. 269) a eu plusieurs exemplaires du *L. bimaculatus* dont la longueur variait de 19 à 44 mm. 5. Sa description, très courte, contient plusieurs caractères sans valeur, mais pour la première fois se trouve là une indication relative au rapport de longueur de la tête et du corps.

La figure que donne YARREL est exacte dans ses proportions et l'animal est parfaitement reconnaissable ; en outre le rapport de position des nageoires dorsale et anale est exactement indiqué, malheureusement le texte contient la phrase suivante relative à ces deux organes : *commencing and ending on the same planes*. D'autre part la dorsale est indiquée avec 8, peut-être même 9 rayons, l'anale avec 7 ; tandis que le texte porte D. 6 ; A. 6. Quant au dessin de l'appareil adhésif il est tout à fait mauvais.

L'auteur, après avoir dit que la coloration générale est sujette à quelques variations, termine son article par cette phrase, la seule dans laquelle il fasse allusion aux ocelles qui ont valu son nom à l'espèce : « ..... the two spots on the sides not always very obvious ; young specimens are without these lateral markings. »

Les jeunes de 19 mm. qu'a eus YARREL devaient en effet être privés d'ocelle ; mais il n'est fait aucune allusion à une différence sexuelle.

Dans le cours de sa description YARREL écrit la phrase suivante :

« Mr. Couch says it [1] keeps in deeper water than the preceding » species; but is occasionally found under stones at low-water mark. »

Je n'ai pu me procurer le travail dans lequel se trouve l'assertion de Couch rapportée par Yarrel; mais la citation précédente suffit pour montrer que, déjà avant 1836, Couch avait pris à la côte le *L. microcephalus* qu'il confondait avec le *L. bimaculatus*.

Swainson (1839, p. 339) donne une courte diagnose du genre *Gobiesox*, Lac., mais ne cite que le nom du *G. bimaculatus*.

Hamilton (1843, p. 403) résume la diagnose de Yarrel sauf cependant en ce qui concerne l'ocelle post-pectoral pour lequel il reproduit les termes de Montagu.

La diagnose de Brisout de Barneville (1846, p. 282) manque beaucoup de précision surtout aujourd'hui que nous connaissons plusieurs espèces ayant la dorsale et l'anale courtes, indépendantes de la caudale. Museau court, narines très saillantes, yeux de grandeur moyenne sont des caractères inutilisables dans une détermination.

Le rapport de position de la dorsale et de l'anale n'est pas indiqué, mais la formule de leurs rayons (D. 6 à 7 ; A. 4 à 5) diffère peu de celle que j'ai établie sur de très nombreux spécimens. Les caractères donnés pour les dents ne sont pas suffisamment précis ; enfin la tache ocellée est décrite, mais aucune allusion n'est faite aux différences de coloration d'origine sexuelle.

La première description étendue et minutieuse qui ait été donnée du *L. bimaculatus* est celle de Duben et Koren (1846, p. 109 à 115).

Ces auteurs, après avoir donné des ventouses du genre *Lepadogaster* une interprétation morphologique aujourd'hui abandonnée, indiquent très exactement la forme et les proportions de notre petit poisson. C'est la première fois que nous trouvons des indications numériques pour les proportions.

Le sillon étendu de la nuque à l'origine de la dorsale n'existe que sur les animaux dans l'alcool, on le remarque aussi dans le *L. microcephalus*.

Le *Lepadogaster Goüanii* Lacépède.

Les dents sont données comme formant de nombreuses rangées; cela n'est exact que pour les très petites dents situées à chaque mâchoire en arrière des incisives. Les dents des pharyngiens n'ont pas été vues.

Les narines sont exactement décrites avec les orifices de la ligne latérale qui les avoisinent.

La ventouse antérieure considérée à tort comme un appendice des pectorales est décrite avec beaucoup de détails; mais le premier rayon inarticulé sous-cutané n'a pas été vu.

La ventouse postérieure est considérée (à tort) comme formée par les ventrales réunies, elle est décrite avec beaucoup de détails ainsi que la « petite pectorale ».

La dorsale est décrite avec soin, mais les rayons sont donnés comme étant inarticulés, ce qui n'est pas exact.

En ce qui concerne l'anale il est parfaitement exact qu'elle est plus courte que la dorsale et s'approche un peu plus de la caudale que celle-ci mais le rapport de position le plus important, celui de son rayon antérieur, n'est pas indiqué. Le sillon profond, occupant l'arête ventrale de la queue depuis l'anus jusqu'à l'origine de l'anale, n'existe que sur l'animal conservé; on le rencontre également dans le *L. microcephalus*.

Le nombre des rayons attribué aux diverses nageoires diffère peu de celui que j'ai trouvé sur de nombreux exemplaires comme le montrent les chiffres suivants :

R. br. 6 (rarement 5 ou 7); A. 4 à 5; P'. 23 à 24; 1/2 C. 3 + 8.

Contrairement à l'assertion des auteurs tous les rayons de la caudale ne sont pas articulés.

Le nombre des vertèbres donné comme égal à 30 a aussi souvent été trouvé égal à 31.

La variation de la coloration est brièvement indiquée, mais sans allusion d'aucune sorte à l'influence du sexe. L'ocelle post-pectoral est donné comme existant « souvent » et comme étant de couleur noire ou pourpre foncé.

Plucar (1846, p. 25) ne donne qu'une très courte diagnose mentionnant seulement le caractère particulier du museau, celui des nageoires dorsale et anale, la coloration générale et l'ocelle post-pectoral.

Guichenot (1850, pp. 109 et 110) a créé trois Lepadogasters, les *L. lineatus*, *punctatus* et *maculatus* dont il a donné des figures coloriées (fig. 3, 4, 5, pl. VI).

Günther, Gervais et Boulart, Day, Carus, etc., rapportent ces trois espèces au *L. bimaculatus* Pennant. Je ne puis accepter cette manière de voir.

L'absence totale de la livrée si bien caractérisée du *L. bimaculatus* dans les trois espèces de Guichenot, suffit selon moi pour faire rejeter l'assimilation proposée par les auteurs précités : mais, si les espèces de Guichenot ne peuvent certainement pas être identifiées avec le *L. bimaculatus*, il n'en est peut-être pas de même pour le *L. microcephalus*.

1°) *L. lineatus*. La teinte verte générale, la tache verte de la dorsale plus foncée en avant, « le dessous de la gorge moucheté de brun », le rapport de position de la dorsale et de l'anale, sont des caractères de *L. microcephalus* mâle non encore tout à fait adulte. Un seul caractère pourrait faire rejeter cette assimilation c'est la « mâchoire inférieure plus longue que la supérieure » ; mais, contrairement à la description qui s'y rapporte, l'animal représenté fig. 4 a les deux mâchoires égales[1].

2°) *L. punctatus*. La teinte verte générale, la dorsale qui « a du vert sur les premiers rayons », le système de coloration de la région operculaire, le rapport de position des nageoires dorsale et anale et même les petites taches rouges des flancs, permettent de considérer le *L. punctatus* comme un *L. microcephalus* dont le sexe ne devait être reconnaissable que par la saillie des joues.

3°) *L. maculatus*. Cet individu à « tête large » pourrait encore

[1] Chez les *L. bimaculatus* et *microcephalus* la mâchoire inférieure est plus courte que la supérieure.

être considéré comme un *L. microcephalus* de couleur marron foncé; mais ses trois taches rouge vif et la couleur rouge étendue à toute la dorsale constituent des différences qui m'empêchent de me prononcer.

Guichenot (p. 109) a eu entre les mains le véritable *L. bimaculatus*, car il dit avoir vu à Alger deux ou trois individus entièrement mutilés « qui conservaient encore une faible trace de la tache » violette, en forme d'œil, au dessous de la pectorale » et qu'il a rapportés au *L. ocellatus* Risso.

Nilsson (**1855**, p. 241) a pu examiner douze *L. bimaculatus*, sa description est en partie originale, en partie empruntée à celle beaucoup plus étendue de Duben et Koren.

L'auteur accepte pour la morphologie des ventouses l'opinion de Duben et Koren aujourd'hui abandonnée.

Les proportions de la tête sont exactement indiquées mais ses côtés ne sont pas enflés. Il n'est pas non plus exact d'écrire que les « opercules sont petits, bombés et pointus. »

Les narines postérieures sont dites « former des tubes extrêmement fins » ; il y a ici une confusion avec les narines antérieures.

Les formules données pour la dorsale : 5-6 (quelquefois 7) et pour l'anale : 4-5, diffèrent peu de celles qui ont été données ici.

Nilsson est, je crois, le seul auteur qui ait exactement noté la position du 1er rayon de l'anale, il dit en effet : « le premier rayon de la » nageoire anale est placé juste au-dessous du troisième rayon de » la nageoire dorsale. »

Le chiffre de 14 rayons donné pour la caudale paraît dû à une mauvaise interprétation du nombre indiqué par Duben et Koren.

La description de la coloration est le résumé de celle de Duben et Koren. Tout ce qui concerne l'habitat et la biologie est également emprunté au travail de ces deux auteurs.

Je n'ai pas pu me procurer l'ouvrage d'Erhard (**1858**).

Günther (**1861**, p. 514) indique exactement les proportions sauf cependant pour l'espace interorbitaire qui ne mesure pas « nearly

twice the diameter of the eye. » Pour la première fois se trouve ici la remarque relative au diamètre de l'œil du jeune plus grand que celui de l'adulte.

La faible longueur et la grande largeur du museau sont mentionnées mais sans proportions numériques.

La narine antérieure n'a pas « a minute tentacle » mais un petit tube.

La phrase : « This species is easily distinguished by the short » dorsal and anal fins and by its comparatively short snout. » n'est plus exacte que pour le museau depuis qu'on connaît d'autres espèces à dorsale et anale courtes. Le rapport de position de ces nageoires, précisé antérieurement par Nilsson, n'est d'ailleurs pas mentionné.

L'auteur n'a pas eu connaissance des différences sexuelles, car il écrit : « ...sometimes with a round dark-purplish white-edged spot » on each side of the belly behind the pectoral. »

Enfin Günther termine sa description par cette phrase : « It appears » to vary in coloration as much as *L. Gouanii,* and Brisout de Barneville considers the three fishes described by Guichenot as mere » varieties of *L. bimaculatus.* »

Brisout de Barneville (1846 p. 282) ne fait aucune allusion aux trois espèces de Guichenot et cela se conçoit puisqu'il écrit en 1846 et que le travail de Guichenot ne date que de 1850.

Il est possible que Brisout de Barneville ait publié un travail postérieur à celui de Guichenot, mais je ne le crois pas car je n'en ai pas trouvé trace dans la bibliographie ; d'ailleurs Günther lui-même ne mentionne que les deux ouvrages cités ici (Brisout de Barneville, 1846 et Guichenot, 1850).

J'ai indiqué précédemment (p. 464) mon opinion sur les trois espèces de Guichenot.

Canestrini (1864, p. 207) a le premier donné un tableau de mensurations portant sur 8 spécimens. Au moyen de ses chiffres j'ai calculé les rapports adoptés dans le présent travail ; les rapports 3, 6 et 8 de l'auteur sont beaucoup plus élevés que les miens ; je ne sais à quoi attribuer ces différences.

Je n'ai pas observé les trois arêtes (spigoli) qui, suivant Canestrini, courent sur la face supérieure du museau.

En ce qui concerne la dentition, l'auteur écrit : « I denti mascellari » della prima fila sono maggiori degli altri che sono assai minuti. » On sait pourtant qu'il n'y a partout qu'une seule et unique rangée de dents à moins que le petit groupe de fines dents, situé à chaque mâchoire en arrière des incisives, ne soit considéré ici comme une seconde rangée.

Les « appendici rudimentali » dont sont ornées les deux narines, sont des tubes dont le postérieur est quasiment nul.

L'orifice situé au voisinage du bord interne de la narine postérieure et « per cui questa sembra doppia » est un pore de la ligne latérale céphalique pour lequel je renvoie à ce qui a été dit page 384.

L'auteur donne des rapports de longueur, destinés à préciser la position des nageoires dorsale et anale, mais il se borne à dire que « L'anale prende origine un po'piu in addietro della dorsale ».

La formule de l'anale est exactement celle que j'ai trouvée ; celle donnée pour la dorsale (5 à 7) diffère peu de la mienne (4 à 7). Le rayon sous-cutané de la ventrale n'a pas été vu.

Le chiffre donné pour la pectorale (18 à 19) n'est pas assez élevé ; celui donné pour la caudale (18) est variable et oscillait entre 18 et 21 chez les 24 individus que j'ai examinés.

Canestrini donne plusieurs figures qui se rapportent au *L. bimaculatus* qu'il appelle *Mirbelia Desfontanii* Risso. Sa figure 5 *a* indique exactement le rapport de position des nageoires dorsale et anale ; la figure 5 *b* montre bien le sillon de la région operculaire, mais la forme du museau est très mal rendue. La figure 6 *a* représente les lignes argentées de la face latérale du corps mais trop régulièrement disposées ; l'anale ici est située trop en avant. La figure 6 *b* encore plus que 5 *b*, porte les yeux situés beaucoup trop dorsalement ; la forme du museau est mauvaise. Enfin les figures 5 *a* et 6 *a* indiquent une caudale atténuée postérieurement, tandis que

cette nageoire est en réalité arrondie et l'appareil acétabulaire que montrent les figures 5 *c* et 6 *c* ne rappelle que de très loin la réalité.

Je n'ai pas pu consulter le travail de Hughes (**1864**, pp. 9, 131) et je n'en connais le contenu que par la courte analyse qu'en a donnée Day (**1880-84**, p. 193). D'après cette analyse, l'auteur semble s'être borné à des observations biologiques sans grand intérêt. Cependant il paraît avoir été le seul à observer chez le *L. bimaculatus* les changements de couleur « du blanc jaunâtre au plus bel incarnat » qu'il n'attribue qu'avec doute à des causes émotives. Il dit ce petit poisson insuffisamment doué pour la poursuite de sa proie, cela tient à ce qu'il l'a nourri de fragments de moules, d'huîtres et de poissons au lieu de lui donner les proies vivantes, crustacés, vers, etc.. qui constituent sa nourriture normale.

Dans sa *Fauna d'Italia*, Canestrini (**1867**, p. 187) ne donne que le résumé de sa diagnose de **1864**.

Couch (**1877**, p. 199) reproduit *in extenso* le passage de W. Thompson (**1856**, p. 213) relatif à la ponte du *L. bimaculatus*. Sa description de ce petit poisson est fort incomplète et sans la mention des ocelles post-pectoraux elle s'appliquerait presque aussi bien au *L. microcephalus*; elle se termine d'ailleurs (p. 200) par la phrase suivante concernant les ocelles : « ; but they frequently are not to be seen, » without regard to the size of the fish ; and I have never been able » to perceive them in examples obtained close to the shore ».

D'autre part Couch écrit (p. 198) au sujet de l'habitat du *L. bimaculatus* :

« In Cornwal examples of small size are met with under stone » near low water mark ; not far from which it is probable they are » bred. They are also not unfrequently drawn up in crab-pots ; » but the larger individuals prefer deeper water, and their common » resort is further from the land than is usual with the Cornish » Sucker, from which beyond doubt it is a distinct species ».

Ces deux citations montrent que Couch a confondu les deux espèces *L. bimaculatus* et *L. microcephalus* mais aussi qu'il a été

frappé par l'absence de l'ocelle post-pectoral chez les individus côtiers que nous savons aujourd'hui, constituer une espèce bien distincte. S. Kent (1883, p. 55) a remarqué avant nous et dès 1883, l'intéressante observation de Couch.

Couch reproduit (pl. CVIII) les deux plus grandes figures de Donovan.

Gervais et Boulart (1877, p. 244) énumèrent quelques caractères importants du *L. bimaculatus* : brièveté du museau, brièveté et position reculée des nageoires dorsale et anale ; position de l'anale plus reculée que la dorsale, coloration rouge, taches post-pectorales bordées de blanc : mais les nageoires dorsale et anale sont données comme ayant le même nombre de rayons, en outre la caudale est considérée comme n'en possédant que 10.

Les auteurs reproduisent les deux figures 4 et 5 de Guichenot représentant les *L. maculatus* et *punctatus* de cet auteur qu'ils donnent, ainsi que le *L. lineatus* du même, comme synonymes du *L. bimaculatus*. Cela nous explique la façon dont ils insistent sur les variations de coloration de cette espèce. Nous avons vu (p. 464) ce qu'il faut penser de l'opinion adoptée par Gunther, Gervais et Boulart, Day, etc., au sujet des trois espèces créées par Guichenot.

F. Day (1880-1884, p. 192) donne une très longue liste synonymique presque complète pour l'époque à laquelle elle a été dressée.

Les proportions sont toutes indiquées par des nombres un peu trop forts, sauf la limite inférieure du rapport (2) qui est sûrement trop faible. La forme du museau, qui constitue cependant un caractère de grande valeur, n'est pas décrite ; mais la plus grande longueur de la mâchoire supérieure est mentionnée pour la première fois, ainsi que l'existence des dents en velours. Ces deux caractères sont d'ailleurs communs aux deux espèces.

C'est par erreur que les rayons inférieurs de la pectorale sont dits n'être pas joints à ceux de la ventrale.

La formule de l'anale est identique et celle de la dorsale presque

identique à celles que j'ai obtenues : celles de la pectorale (p. 17) et de la caudale (C. 12) comportent un nombre de rayons trop faible.

Il est vrai que l'anale commence sur une ligne un peu postérieure à l'origine de la dorsale mais, énoncé ainsi, ce caractère se rencontre chez beaucoup de *L. microcephalus*.

La couleur est succinctement indiquée, mais sans allusion à aucune différence sexuelle. La bande rouge dorsale en V est mentionnée pour la première fois. L'ocelle caractéristique est dit « to be some- » times absent especially in the young ». L'auteur déclare que les couleurs sont sujettes à de grandes différences et, comme preuve à l'appui, décrit rapidement la livrée des trois espèces de Guichenot qu'il met en synonymie.

Au sujet de la ponte, Day (p. 193) résume l'observation de Hyndeman rapportée par Thompson (1856, p. 213).

Pour la distribution en profondeur il se borne à reproduire l'assertion de Couch que nous avons analysée page 468, car il écrit :

» Adults live in deeper water than the *L. Gouanii*: smaller ones are » mostly found nearer low water-mark at spring tides than at any » other spot ».

Et plus loin au sujet des modes de pêche :

« Dredging, found under stones, or, according to Couch, drawn up » in crab-pots, the larger individuals keepings in deep water... »

Le passage relatif à l'habitat, très circonstancié, a été analysé page 398.

Day donne deux mauvaises figures (pl. LVII, fig. 3 et 3 *a*) du *L. bimaculatus*. Ces dessins sont inférieurs à ceux de Pennant et de Canestrini : l'animal n'est reconnaissable que grâce à la tache ocellée qu'il porte. La caudale est pointue, la dorsale et l'anale sont raides et beaucoup trop courtes, l'appareil acétabulaire méconnaissable, etc. Il n'y a je crois que la figure de Risso qui soit inférieure à celle que donne Day.

Moreau (1881, p. 362) n'indique que les proportions les moins importantes et pas toujours très exactement : sa description manque

de précision et s'applique aussi bien au *L. bimaculatus* qu'au *L. microcephalus*.

D'après cet auteur, « Les narines ont des tentacules rudimentaires » parfois peu visibles » ; nous savons qu'il n'y a pas là de tentacules mais de simples tubes qu'on trouve toujours au-dessus des narines antérieures quand on y regarde de près.

La formule des rayons de la dorsale et de l'anale est peu différente de celle que nous donnons mais celle de la pectorale (p. 18 ou 19) est trop faible.

En ce qui concerne la caudale, Moreau cite les chiffres de Couch, Yarrel, Thompson, et Canestrini ; il les trouve tous différents et conclut de là que le nombre des rayons de cette nageoire doit être très variable.

Ce nombre est peu variable puisqu'il oscille entre 18 et 21 ; ce qui est variable c'est le soin que les divers auteurs ont mis à compter les rayons. Le chiffre donné par Moreau diffère peu du nôtre, il ne peut d'ailleurs être d'aucune utilité pour la distinction des deux espèces.

Le système de coloration est très incomplètement indiqué et l'auteur, sans doute parce qu'il n'a pas eu d'exemplaires vivants sous les yeux, rappelle la livrée du *L. reticulatus* Risso qui, à mon avis, est trop incomplètement décrit pour qu'on puisse l'identifier avec aucune espèce actuellement connue.

Je n'ai pas pu me procurer l'ouvrage d'Apostolidès (1883).

Kent (1883, p. 55) a le premier soupçonné que deux espèces ont été confondues sous le même nom de *L. bimaculatus*. En raison de l'importance de ce fait je cite *in extenso* dans sa langue originale le passage de Kent ayant trait à cette question :

« During several years residence in the Channel Islands the writer » has become acquainted with what will probably have to be regar- » ded as a fourth British species of the genus *Lepidogaster*, » but which, by Couch and other writers, has apparently been over- » looked as a variety only of *L. bimaculatus*. While exhibiting

» manifold variations in the general ground colour of its body, » which may be represented by different shades of red, green, or » brown, the two lateral ocelli, distinctive of the last-named type, » are never found ; but in lieu of this a single, very conspicuous » dark-coloured streak is developed along each side of the head, the » eye being stationed immediately in its centre and inter- » rupting it at this point. Additionally to these distinctive mar- » kings, important structural differences are found to exist in the » composition of the dorsal, anal, and caudal fins, and more espe- » cially in that of the ventral acetabulum. Finally it is found to » affect a different habitat, for while *L. bimaculatus* is to be obtai- » ned only with the aid of the dredge at some little distance from » the shore, the form here introduced is a stricly litoral species, » obtainable beneath stones in the rock-pools at all ordinary ebb- » tides. This distinction in the habitats of the spotted and so- » called unspotted varieties of the last-named type is alluded to in » Couch's " British Fishes," as important evidence in support of the » probable specific distinctness of the unspotted form. »

La description de Kent est beaucoup trop peu précise pour qu'il soit possible d'affirmer qu'il a eu affaire au *L. microcephalus* Brook ; cependant un certain nombre de faits parlent en faveur de cette hypothèse. Ainsi la grande variation du système de coloration, l'absence d'ocelles post-pectoraux, et surtout la bande noire (dark-coloured streak) des côtés de la tête, interrompue par l'œil, sont autant de caractères que nous savons appartenir au *L. microcephalus* mais qui sont loin d'être suffisants pour permettre d'identifier cette espèce avec le *L. Couchii* de Kent.

D'autre part cet auteur affirme que son espèce présente d'importantes différences de structure dans la composition des nageoires dorsale, anale et caudale et dans l'acetabulum ventral ; mais il ne les formule pas.

Enfin il indique une importante différence d'habitat. Suivant lui le *L. bimaculatus* ne peut être obtenu qu'avec l'aide de la drague à

quelque distance du rivage, ce qui est parfaitement exact, tandis que la nouvelle forme est strictement littorale et se trouve sous les pierres dans les flaques d'eau des rochers par toutes les marées basses ordinaires.

Ce dernier point coïncide presque complètement avec ce que j'ai observé pour le *L. microcephalus*. A Roscoff cependant cette espèce ne se rencontre en abondance que lors des très grandes basses mers ; mais il est fort possible qu'elle remonte plus haut à Jersey et à Guernesey comme elle semble le faire aussi à Arcachon.

D'après S. Kent, Couch dans ses « British Fishes », fait allusion à cette différence d'habitat comme une preuve importante à l'appui de la distinction spécifique de la forme privée d'ocelle pectoral. Je n'ai rien trouvé de semblable dans Couch ; cet auteur comme nous l'avons vu (p. 468) affirme n'avoir jamais observé les ocelles dans les soi-disant *L. bimaculatus* pêchés près du rivage, il dit en outre que cette dernière espèce est sans aucun doute distincte du *L. Goüanii* mais ne fait aucune allusion à une différence spécifique possible entre les animaux tachés des dragages et les animaux non tachés du rivage.

W. Anderson Smith (1886, p. 143) a constaté que chez le *L. bimaculatus* :

« The eggs are generally accompanied by the parent... ».

Il dit en outre :

« Certain of them are entirely without the distinguishing two
» spots, whence their secondary name is derived ; and these are
» otherwise generally the most brilliant in colouring, and the most
» delicately organised. Shore-fish—taken at low water, as they are
» occasionally—are not commonly of so refined an organisation, or
» so gracefully delicate, as those from the scallop ground. »

Ce passage montre que l'auteur n'a pas reconnu les différences de coloration d'origine sexuelle. Il fait voir en outre que le *L. microcephalus* a été confondu avec le *L. bimaculatus*.

Faccιola (1887, p. 3, du tiré à part) a décrit sous le nom de

L. dentatus un *Lepadogaster* de MESSINE auquel il assigne les caractères suivants :

Chaque mâchoire porte deux petites canines. De chaque côté on aperçoit un tentacule nasal. La dorsale compte quatre rayons et l'anale six. L'anus s'ouvre au milieu du corps. Derrière celui-ci il y a « un flocculo d'appendici lamellari al numero di dieci in circa ». Le corps est rouge en dessus, jaunâtre en dessous et sur les flancs..

D'après l'auteur, cet animal considéré superficiellement, paraît très ressemblant au *L. Desfontanii* RISSO ; celui-ci s'en distingue cependant par ses dents égales, par divers détails de structure de son appareil adhésif, par la nageoire dorsale qui prend son origine plus en avant que l'anale et a un rayon de plus que celle-ci (D. 5 — 7 : A. 4 — 6) : par l'anus éloigné de la nageoire anale de telle façon que l'intervalle qui le sépare de cette nageoire l'emporte sur la longueur de la dorsale ; par la présence d'une papille génitale au lieu d'un toupillon d'appendices [1] et enfin par une tache sous la pectorale et d'autres caractères de moindre importance.

Les canines se rencontrent quelquefois chez le *L. bimaculatus* mâle, et la tache ocellée post-pectorale est toujours absente chez la femelle. Ces deux caractères ne peuvent donc entrer ici en ligne de compte à moins toutefois que la présence des canines ne soit absolument constante dans l'un au moins des deux sexes du *L. dentatus* et que la tache ocellée ait été réellement trouvée absente dans le mâle de cette espèce.

Si nous admettons ces deux hypothèses, nous constatons que plusieurs des caractères assignés par l'auteur à sa nouvelle espèce rappellent beaucoup ceux qui distiguent le *L. microcephalus* mâle.

Nous savons en effet que chez ce dernier, l'existence des canines est constante et que sa dorsale a souvent un rayon de moins que son anale.

Il est vrai que cette différence ne s'est jamais élevée à deux et que

[1] ... una papilla genitale invece di un cinffetto di appendici...

la dorsale ne m'a jamais présenté moins de 5 rayons. Le flocon d'appendices lamellaires péri-anaux du *L. dentatus* correspond bien aux papilles anales élargies et aplaties du *L. microcephalus* bien adulte.

L'auteur ne dit pas exactement à quel niveau se trouve située l'origine de la dorsale de son *L. dentatus* mais comme il oppose cette origine à celle de la dorsale du *L. bimaculatus* qui. dans cette forme est plus antérieure que celle de l'anale, il semble que la disposition du *L. dentatus* se rapproche beaucoup de celle du *L. microcephalus*.

La longueur de la dorsale du *L. dentatus* l'emporte sur la longueur de l'espace qui sépare l'anus de l'origine de l'anale ; c'est aussi le cas chez le *L. microcephalus*.

Le tentacule dont parle Facciola n'est sans doute qu'un tube nasal sans quoi l'espèce qu'il a décrite ne pourrait pas être confondue avec le *L. bimaculatus* qui en est privé.

Enfin il me paraît très douteux que le toupillon d'appendices du *L. dentatus* remplace (invèce) la papille du *L. bimaculatus* : cette papille existe dans tous les *Lepadogasters* et elle était probablement cachée au milieu des appendices entourant l'anus.

Facciola donne une figure (pl. III. fig. 2) de sa nouvelle espèce ; l'animal qu'elle représente se distingue du *L. bimaculatus* par ses joues bombées qui rappellent beaucoup celles du *L. microcephalus*. mais la forme raccourcie de sa queue l'éloigne de celui-ci et le rapproche de celui-là.

En résumé il me semble impossible de trancher la question tant qu'il n'existera pas une description plus complète du *L. dentatus*. S'il était bien démontré que cette espèce ne fait qu'une avec l'espèce de Brook celle-ci devrait lui céder le pas. car la description de Facciola est de **1887** tandis que celle de Brook n'est parue qu'en **1889**. Il est vrai de dire aussi que la description de Brook ne laisse nullement place au doute. ce qui me semble une excellente raison pour maintenir au *L. microcephalus* le nom que lui a imposé cet auteur. quoi qu'il arrive au sujet du *L. dentatus* Facciolà.

Brook (1889. pp. 165 et 166) avant de décrire son *L. microcephalus* donne du *L. bimaculatus* une bonne description dans laquelle il y a cependant quelques points à relever.

La formule des nageoires dorsale et anale que donne cet auteur : D. 6 : A. 5 est beaucoup trop absolue puisque nous avons trouvé D. 4 à 7 : A. 4 à 6. Il admet d'ailleurs que la comparaison d'un grand nombre de spécimens permettrait d'observer une certaine variation, cependant il croit exact d'écrire qu'il y a ordinairement « one ray » more in the dorsal fin than in the anal ».

Nous avons vu que la différence de 1 rayon au profit de la dorsale ne s'observe que dans 55 à 61 % des individus, les autres ayant 2 rayons de plus à la dorsale ou égalité dans les deux nageoires.

Pour la caudale Brook indique le nombre total 19 — 21 qui peut être considéré comme exact car je n'ai observé le nombre 18 que sur 1 individu sur 24.

Au sujet de l'ocelle pectoral Brook s'exprime de la manière suivante : « It seems probably that the specimens without the pair of lateral » or rather latero-ventral ocelli may not come under the species as » here defined. I have not seen any specimens from the English » Channel which do not appear referable to the species under consi- » deration, but it is well known that unspotted specimens have » hitherto been included in it, and it is apparently for such types » that Saville Kent has suggested the name *L. Couchii*. »

Ce passage montre clairement que Brook n'avait pas remarqué l'absence de l'ocelle chez la femelle du *L. bimaculatus*. Il termine sa description par les quelques lignes suivantes que je crois utile de citer dans leur intégralité :

In addition to the fin formula which I have already noted, typical *L. bimaculatus* may be distinguished from other species of the genus and particularly from *L. microcephalus* by the following characters :

(1) The relatively broad and short head, the width of which is $\frac{4}{5}$ths to $\frac{8}{9}$ths of the length.—Day says $\frac{2}{3}$ rds.

(2) The short fusiform and *rapidly* tapering body.

(3) the unusual delicacy of the membrane connecting the rays of the vertical fins, which may never be described as robust or fleshy and is certainly more delicate than that of any other British species.

(4) the usual, if not invariable presence of the paired latero-ventral ocelli.

(5) the rounded posterior margin of the operculum.

(1) Le rapport concernant la tête est parfaitement exact pour les animaux conservés, celui de Day ne s'applique qu'aux vivants.

(2) Brook a été le premier à mettre en relief la forme trapue de la partie du corps située en arrière des pectorales, il ne donne aucun chiffre mais sa figure indique nettement le caractère et l'indique même d'une manière trop prononcée.

(3) La délicatesse de la membrane réunissant le rayon de la dorsale et de l'anale est encore un caractère intéressant révélé pour la première fois par Brook qui exagère cependant un peu en disant que cette membrane est plus délicate ici que dans aucun autre poisson anglais.

(4) J'ai dit plus haut ce qu'il faut penser de la soi disant « présence invariable des ocelles pairs latéro-ventraux. »

(5) En ce qui concerne le bord postérieur de l'opercule je renvoie à l'analyse donnée page 479 de la diagnose du *L. microcephalus*.

Voici maintenant comment Brook résume les caractères distinctifs de sa nouvelle espèce :

The following is the formula of the vertical fins

D. 5 : A. 6 ; C. 17-19

This form bears a general ressemblance to *L. bimaculatus* but may be distinguished by the following characters :

(1) the skin is thick and loose as in *L. Decandolli*.

(2) the membrane of the vertical fins is more rigid, and there is a special fleshy thickening at the anterior extremity of the dorsal, and also, though usually less marked, at the anterior margin of the anal.

(3) the anal fin consists of one ray more than the dorsal,

whilst the reverse is the case in *L. bimaculatus*.

(4) the caudal usually contains 10 to 11 prominent rays, instead of 12 to 13 as in *L. bimaculatus*.

)5) the head is relatively narrow, its width being equal to about two-thirds of the length.

(6) the trunk is relatively more elongate, and tapers *gradually* to the tail.

(7) the median disc of the ventral acetabulum is narrower, and its lateral margins are nearly straight.

(8) the posterior margin of the operculum instead of being rounded is distinctly angular, and is continued into a spinous process.

(9) the paired latero-ventral ocelli appear to be invariably absent.

(10) the general body colour is usually a dirty greenish-brown without any very prominent markings, but dredged specimens generally have a reddish hue which becomes paler towards the ventral surface.

La formule D. 5; A. 6 n'a pas la constance que lui donne Brook; car nous avons vu qu'elle doit s'écrire D. 5 à 7; A. 5 à 7.

(1) La peau est peut-être plus épaisse que celle du *L. bimaculatus* mais elle est libre d'adhérence (loose) dans les deux espèces.

(2) La plus grande épaisseur de la peau autour des rayons antérieurs de la dorsale et de l'anale constitue un intéressant caractère : malheureusement on ne peut guère en apprécier la valeur que si on a les deux espèces en même temps sous les yeux.

(3) L'affirmation de l'auteur, concernant le nombre relatif des rayons des nageoires dorsale et anale, est beaucoup trop absolue. Je renvoie pour cela aux chiffres donnés dans le corps du mémoire (*L. bimaculatus* p. 362 ; *L. microcephalus* p. 405).

(4) Le caractère concernant la caudale manque absolument de précision. Il est en effet tout à fait impossible d'apprécier avec la moindre certitude les deux points de cette nageoire où ses rayons cessent d'être « prominent ».

(5) Le rapport concernant la tète est exact, mais le chiffre indiqué

($\frac{2}{3}$) est un minimum, la valeur de ce rapport pouvant s'élever jusqu'à $\frac{10}{17}$. En outre, ce chiffre ne s'applique qu'à la femelle ou au mâle jeune. Plus tard, chez le mâle dans lequel apparaissent les caractères sexuels secondaires, la valeur du rapport diminue à mesure que s'accentue son état de maturité sexuelle.

(6) La forme effilée de la région post-pectorale du corps est l'un des caractères les plus importants du *L. microcephalus*. Brook ne fournit aucune donnée numérique relative à ce fait mais sa figure supplée en partie à cette lacune.

(7) Je n'attache pas une bien grande importance aux données concernant l'acetabulum ; elles demanderaient d'ailleurs à être exprimées d'une manière plus précise.

(8) La forme de l'opercule est très peu différente dans les deux espèces, son bord postérieur n'est nullement arrondi chez le *L. bimaculatus*; il se termine là comme chez le *L. microcephalus* par une très courte pointe à sommet arrondi dont les côtés forment un angle droit ou obtus. Dans cette pointe pénètrent les extrémités des deux rayons branchiostèges les plus externes ; mais elles restent recouvertes par la peau mince et très molle qui constitue la pointe en question; il n'est donc pas exact de dire comme l'a fait Brook que l'opercule se prolonge en " spinous process".

(9) Les ocelles pairs latéro-ventraux font effectivement toujours défaut dans le *L. microcephalus* mais l'absence de cet ocelle dans la femelle du *L. bimaculatus* diminue beaucoup la valeur de ce caractère.

(10) Je n'ai jamais constaté aucune différence de coloration entre les animaux provenant des dragages et ceux de la côte.

Le passage de Brook relatif à l'habitat du *L. microcephalus* a été analysé dans le chapitre relatif à la distribution géographique et bathymétrique (p. 452).

Brook a donné deux figures du *L. microcephalus* et une du *L. bimaculatus*, les deux premières sont reproduites ici par la photographie (fig. 11).

La figure représentant le *L. microcephalus* vu latéralement indique exactement le rapport des nageoires dorsale et anale mais la pectorale, la pointe operculaire et l'ouverture buccale sont mal rendues.

La figure qui montre la même espèce vue par la face ventrale se rapporte sans doute à un mâle en voie de maturité sexuelle car ses joues présentent une saillie qu'on ne rencontre jamais chez la femelle ou le mâle très jeune.

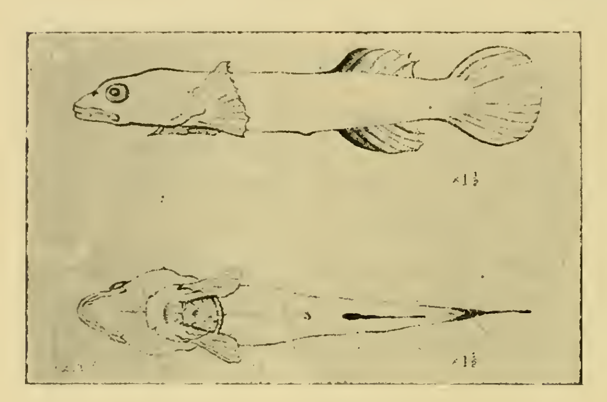


Fig. XI. -- Reproduction photographique des deux figures de Brook (1889) représentant son *Lepadogaster microcephalus*. Gross. 1,5 diamètre.

Enfin la figure se rapportant au *L. bimaculatus*, exacte pour la forme de la tête, ne l'est plus autant pour celle du museau. En outre la brièveté de la queue est un peu trop prononcée.

En résumé, Brook a le premier décrit d'une manière suffisante pour ne laisser aucune place au doute, le *L. microcephalus* confondu avant lui par tous les auteurs avec le *L. bimaculatus*. Les proportions qu'il attribue à la tête de sa nouvelle espèce sont celles de la femelle; mais l'une de ses figures se rapporte à un mâle dont les muscles temporaux commençaient à s'hypertrophier.

Mes « Recherches sur les Lepadogasters » (1889) sont parues la même année que la Note de Brook mais, moins clairvoyant que lui, j'ai confondu les deux espèces qui font l'objet de ce travail.

Dans mon mémoire, tout ce qui est donné comme ayant ait à l'anatomie, à l'œuf ou à l'embryon du *L. bimaculatus* se rapporte en réalité au *L. microcephalus*.

En ce qui concerne l'habitat, les spécimens donnés comme provenant de dragages appartenaient seuls à l'espèce ancienne. Au contraire tous ceux qui ont été pris à la côte dans les souches de Laminaires doivent être rapportés à la nouvelle espèce.

L'année suivante (**1890** p. 759) j'ai publié une note intitulée : *Sur les différences sexuelles du* Lepadogaster bimaculatus.

Ici encore il s'agit non du *L. bimaculatus*, mais de l'espèce de Brook.

Les proportions indiquées pour le mâle et la femelle ne sont qu'à peu près exactes, d'abord parce que les mâles examinés étaient tous parfaitement adultes, ensuite et surtout parce que le nombre des individus mensurés n'a pas été assez considérable.

Dans une note préliminaire (**1902***a*-**1902***b*), faisant suite à deux autres (**1900**, p. 1773, et **1901**, p. 249) consacrées à la description du rein des *L. Gouanii* et *Candollii*, j'ai indiqué la structure différentielle du rein chez les *L. bimaculatus* et *microcephalus*. Les résultats contenus dans cette note ont été résumés pages 390 et 442. Je n'y reviendrai pas; mais je ne puis me dispenser de donner ici la réponse à la question de spécification posée dans ce travail.

Je cite presque textuellement (**1902***a*, p. 209; **1902***b*, p. 171) le passage auquel je viens de faire allusion :

« Pendant les recherches relatives à mon mémoire de **1889** sur » les Lepadogasters je rencontrais souvent dans les souches de » *Laminaria bulbosa* un Lepadogaster à large tête qui toujours » veillait sur une ponte vraisemblablement fécondée par lui quelque » temps auparavant. Tous ces Lepadogasters à tête élargie par la » grande saillie de leur région operculaire étaient mâles. (Je dési- » gnerai cette forme par la lettre α).

» Dans les mêmes souches vivent également des Lepadogasters » de plus petite taille, à tête beaucoup plus étroite (forme β), qu'à » l'époque (**1890**, p. 759), je trouvai toujours femelles. Comme les » caractères de ces deux formes correspondent à la diagnose du » *L. bimaculatus* que donnent les ouvrages faunistiques les plus

» estimés, je conclus alors, mais à tort, au dimorphisme sexuel de » cette espèce.

» Plus tard je rencontrai dans les souches de Laminaires, des » Lepadogasters adultes identiques à ceux de la forme β mais possé- » dant des testicules (forme γ). »

Les formes α et β ne sont pas autre chose que les deux sexes du *L. microcephalus* dont les différences sexuelles très prononcées font l'objet de la note intitulée à tort : *Sur les différences sexuelles* du Lepadogaster bimaculatus. Quant à la forme γ elle n'est pas adulte mais représente tout simplement le *L. microcephalus* mâle jeune dont les muscles temporaux ne sont pas encore hypertrophiés et dont les joues ont encore la forme qu'elles présentent chez la femelle.

J'ai pu me convaincre de l'exactitude de ce fait en conservant en captivité pendant quelques mois, plusieurs jeunes individus dont le sexe n'était pas discernable et qui, en grandissant, ont commencé à acquérir les caractères sexuels secondaires du mâle (Voir la note p. 444).

Dans une dernière note préliminaire (**1903**, p. XCV et XCVII) j'ai comparé les reins des *Lepadogaster Wildenowii*, *bimaculatus*, *Candollii* et *microcephalus*. Les deux chapitres consacrés à la description très succincte du rein me dispensent d'analyser cette note ici[1].

Carus (**1889-1893**, p. 690) donne une courte diagnose du *L. bimaculatus* dans laquelle il indique la forme brève du museau et la formule des nageoires anale et dorsale ; mais il admet l'existence d'un tentacule nasal très court et en outre ne fait aucune allusion à l'absence de l'ocelle post-pectoral chez la femelle.

Holt (**1891**, p. 447) a décrit et figuré l'œuf, l'embryon et la larve du *L. bimaculatus* (pl. XLVII fig. 1 à 7).

Lilljeborg (**1891**, p. 737 à 748) a donné du *L. bimaculatus* la description la plus étendue que nous possédions, en voici l'analyse succincte :

[1] Dans les divers travaux précités (**1889**, **1890**, **1902** *a*, **1902** *b*, **1903**), j'ai eu le tort de donner Fleming et non Pennant comme parrain du *L. bimaculatus*.

Les proportions ne sont indiquées que d'après un seul exemplaire; les chiffres donnés sont par suite trop absolus.

L'auteur remarque avec raison que la papille génitale du mâle est plus saillante que celle de la femelle.

La brièveté du museau est mentionnée mais sa forme très caractéristique n'est pas décrite.

La dorsale est donnée comme ayant 5 à 7 (généralement 6) rayons. Nous avons vu que le nombre 6 ne se rencontre que dans 40 à 50 % des individus suivant le sexe.

A l'anale sont attribués 4 à 6 (le plus souvent 4) rayons. Nous avons vu que le nombre 4 ne s'observe que chez 40 % environ des individus.

La position un peu reculée de l'anale par rapport à la dorsale est indiquée ; mais l'auteur n'a pas précisé la valeur de ce rapport.

Le chiffre donné pour le nombre des rayons de la pectorale varie dans des limites plus étendues que ne l'indique l'auteur. J'ai trouvé 20 à 23 chez 10 femelles et 21 à 26 chez les mâles au lieu de 23 à 24 qu'indique l'auteur.

Lilljeborg rejette l'opinion de Duben et Koren relative à l'homologie des ventouses et adopte avec raison celle qui est défendue par Günther.

Il décrit (p. 742) comme de « petits suçoirs (sugvartor) qui sécrè- » tent probablement un liquide gluant à l'aide duquel le poisson » s'attache » les petites plaques polygonales épidermiques qui s'observent sur la face ventrale des deux ventouses (fig. 6 du présent travail).

J'ai décrit et figuré ces plaques épidermiques (**1889**, p. 75 à 79 pl. XXX fig. 6 à 9) dans le *L. Gouanii:* il est évident que l'opinion de Lilljeborg ne peut se soutenir.

Si j'ai bien compris, la formule donnée pour la caudale serait, du dos vers le ventre, 4+14+2. Cette combinaison peut certainement se rencontrer mais elle n'est pas générale (voir p. 359 du présent mémoire).

Lilljeborg dit : « il n'y a pas de pores sur la tête et la ligne latérale manque. » J'ai décrit et figuré (1889) la ligne latérale céphalique et somatique dans le *L. Gouanii* (p. 123 à 133 pl. XXIX fig. 1 à 3 et 6 à 9) et la ligne latérale céphalique dans deux *Gobiesox* (p. 190 pl. XXIX fig. 4 et 5). La ligne latérale du *L. bimaculatus* ne diffère pas de celle du *L. Gouanii*.

L'auteur décrit très incomplètement le système de coloration et ne fait aucune allusion aux différences d'origine sexuelle.

Enfin le squelette est décrit avec beaucoup de détails (pp. 743-7), mais Lilljeborg ne cite aucun des travaux antérieurs au sien.

Fries, Ekström et Sundevall (1892, p. 302) donnent une longue diagnose du *L. bimaculatus* dans laquelle ils font une très large place aux proportions. Celles-ci diffèrent généralement peu de celles que j'ai constatées moi-même. Certaines de ces proportions concernant la longueur du caudale, celles des pectorales, etc. ne peuvent être d'aucune utilité, tandis que d'autres se rapportant à la largeur de la tête, à largeur et à la longueur de la queue sont omises malgré leur très grande valeur spécifique.

Les chiffres concernant les nombres de rayons des nageoires sont beaucoup plus variables que ne l'indique la formule adoptée par les auteurs. Le système de coloration est indiqué d'après Düben et Koren sans allusion à sa variation suivant le sexe.

Les auteurs rapportent le passage de Montagu relatif aux jeunes, celui de Thompson relatif à la ponte. Pour l'habitat ils citent Düben et Koren, Lilljeborg, Steindachner. Enfin ils rappellent les observations de Hughes.

Trois figures médiocres accompagnent la description que nous venons d'analyser. L'une d'elles indique assez exactement le rapport de position des deux nageoires dorsale et anale.

Cunningham (1896, p. 90, fig. 41) a donné une bonne figure de l'embryon de *L. bimaculatus* à 24 proto-vertèbres. J'ai reproduit ce dessin (p. 388) afin de permettre la comparaison des premières taches pigmentaires dans l'embryon des deux espèces.

M'Intosh (**1897**, p. 252) s'exprime de la manière suivante en parlant du *L. bimaculatus* :

« The eggs are deposited towards the end of June (being most » common in July and August) inside empty bivalve shells, such as » *Venus*, *Pectunculus*, *Solen*, and *Pecten*, and also along with » *L. Decandolii*, at Guernsey, in the interior of the hollow basal » swellings of the curled tangles, the adult fixing itself beside the » eggs by means of the sucker. »

En ce qui concerne les pontes trouvées à Guernesey l'auteur a certainement eu affaire, non aux œufs du *L. bimaculatus*, mais à ceux du *L. microcephalus* que, dans la Manche, celui-ci dépose en effet à l'intérieur des souches creuses des Laminaires.

Quant à la fixation des œufs je doute fort que l'animal se serve de ses ventouses pour accomplir cette opération, il est probable au contraire que l'œuf, projeté avec une certaine force par l'orifice de la papille génitale de la femelle, se colle de lui-même comme je l'ai observé dans le *Gobius minutus* (**1892**, p. 537).

M'Intosh analyse longuement la description que donne Holt (**1891**, p. 447) de l'œuf et de l'embryon du *L. bimaculatus*. D'après les figures qu'a publiées cet auteur il me paraît certain qu'il a réellement eu affaire à la ponte du *L. bimaculatus*.

La suite de la note de M'Intosh est consacrée à la description de *L. bimaculatus* de différentes tailles : 5, 6,5, 10, 15,5, 21, 25, 33, 48, 54 millimètres.

Les plus petits individus que j'ai pu étudier mesuraient 14,5 millimètres de longueur je ne puis donc émettre aucune opinion relativement aux spécimens inférieurs à cette taille décrits dans la note du zoologiste anglais.

En ce qui concerne les autres j'avoue n'avoir pas été capable de constater les différences dont parle l'auteur.

Je dois faire le même aveu au sujet des différences sexuelles. M'Intosh en parlant des adultes (femelles de 53 et 54 millimètres, mâles de 48 millimètres) écrit (p. 255):

« ...The chief sexual distinctions externally appear to be, in the » male, the greater breadth and more membranous condition of the » frilled border in front of the anterior division of the sucker, thus » giving a larger surface. Similarly the broad frill behind the » posterior division of the apparatus is increased, and its folds have » not the regular and definite pattern seen in the female. »

Je n'ai rien observé de semblable.

« On the other hand, the female presents a somewhat thicker rim » at the front margin of the anterior division of the suctorial appa- » ratus, and the whole of the horseshoe-shaped region is much » more papillose, even the folds between two of the rays laterally » being studded with papillae... (p. 256) »

Je n'ai pas constaté chez la femelle cette épaisseur plus grande du bord antérieur de la ventouse antérieure ni la différence dans le nombre des papilles du fer à cheval et des rayons.

Enfin l'auteur en parlant des papilles péri-anales s'exprime comme suit (p. 256) :

« One of the chief sexual distinctions, however, is the great deve- » lopment of the papillae of the vent in the female. These form » long digitate processes inferiorly on each side, the lateral being » further united wich the upper so as to form a broad lobose frill. » They extend as far as the tip of the median papilla and enve- » lope it. »

Cette description diffère tellement de ce que j'ai constaté que je me demande si M'Intosh a réellement eu sous les yeux le *L. bimaculatus* et je suis d'autant plus porté à émettre ce doute que les différences sexuelles constantes, incontestables, que je crois avoir été le premier à signaler sont complètement passées sous silence par cet auteur.

MM. Holt et Byrne (1898, p. 589) ont décrit comme espèce nouvelle sous le nom de *L. stictopteryx* un *Lepadogaster* qu'ils ont reconnu ensuite (Byrne 1902, p. 102), ne pas différer du *L. microcephalus* Brook.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1883. Apostolides. La pêche en Grèce (Athènes).

1792. Artedi (Petr.). *Genera Piscium, in quibus systema*, etc. *Emendata et aucta* Walbaum (Joa. Jul.).

1890. Bellotti (Christoforo). Appunti all' opera Del Dottor Emilio Moreau : Histoire naturelle des Poissons de France (*Atti. Mus. Milano.* T. XXXIII).

1801. Blochii (M. E.). *Systema ichthyologiae iconibus CX illustratum post obitum*, etc., (*J. G. Gottlob Schneider, Berolini*).

1846. Bonaparte (Carlo L. Principe). Catalogo metodico dei Pesci Europei (*Napoli*).

1788. Bonnaterre. Ichthyologie de : Tableau encyclopédique des trois règnes de la nature (*Paris*).

1900. Brasil. Observations sur la Faune de Luc-sur-Mer (Calvados). (*Bull. Soc. Normand.* 5e série, T. IV).

1846. Brisout de Barneville (M. L.). Note sur les espèces du genre *Lepadogaster* de Gouan (*Revue Zool. par la Société Cuvierienne.* T. IX, *Paris*).

1889. Brook (George). Notes on the British Species of *Lepadogaster* and on the Development of the Vertical Fins (*P. Phys. Soc. Edinburgh* session 1888-1889, *M'Farlane and Erskine*).

1891. Buckley (T. E.) et Harvie-Brown (J. A.). A Vertebrate Fauna of Orkney Islands (*Edinburgh*).

1902. Byrne (L. W.). Communication sans titre (*Proc. Zool. Soc. London, February 18*).

1864. Canestrini (Giovanni). Studi sui *Lepadogaster* del Mediterraneo (*Arch. Zool. Anat. Fisiol.* T. III, 8. *Modena*).

1867. Canestrini (Giovanni) Fauna d'Italia, Parte terza : Pesci (L'Italia sotto l'aspetto fisico, storico, letterario, artistico, militare e statistico, etc., Milano, Napoli, Palerme, Roma. Ouvrage sans date médaillé à l'Exposition de Paris, 1867).

1889-1893. Carus (J. V.). *Prodromus Faunae Mediterraneae*, etc., (T II. *Stuttgart*).

1886. Cocco (Anast.). Indice ittiologico del mar di Messina (per cura del Dr. Luigi Facciola) (*Naturalista Siciliano* Ann. 3, 4, 5, *Palermo*).

1875. Collett (Robert). Norges Fiske med Bemaerkninger om deres Udbredelse (*Forh. Selsk. Christiania* 1874).

1885. Collett (Robert). Meddelelser om Norges Fiske i Aarene 1879-1883 (2det Hoved-Supplement til « Norges Fiske ») (*Nyt. Mag. Naturv.*, Bd. XXIX, *Christiania*).

1897. Collett (Robert). Om en Samling Fiske fra Azorerne, tilhørende Museet i Ponta Delgada (*Arch. Naturr. Christiania*, T. XIX).

1850. Costa (O. G.). Fauna del Regno di Napoli ossia enumerazione, etc. Pesci Parte prima (*Napoli*).

1877. Couch (Jonathan). A History of the Fishes of the British Islands (T. II, *London*).

1896. Cunningham (J. T.). The Natural History of the Marketable Marine Fishes of the British Islands (*London* et *New York*).

1798. Cuvier (G.). Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux (T. II, *Paris*, 8°).

1829. Cuvier (G.). Le règne animal distribué d'après son organisation (Nouv. éd. (2e) T. II, *Paris* 8°).

1880-1884. Day (F.). The Fishes of Great Britain and Ireland (T. I, *London* et *Edinburgh*).

1876. Doderlein (Pietro). Prodromo della Fauna ittiologica della Sicilia ossia Prospetto metodico delle varie specie di pesci che vennero si'ora riscontrate nei mari di Sicilia (*Palermo*).

1806. Donovan (E.). The Natural History of British Fishes including scientific and general descriptions, etc. (T. IV, *London*).

1846. Duben (W. von) et J. Koren. Ichthyologiska Bidrag (*Kong. Vet. Akad. Handlingar for ar 1844, Stockholm*).

1858. Erhard. Fauna der Cycladen (8° *Leipzig*).

1883. Faber (G. L.). The Fisheries of the Adriatic and the fish thereof (*B. Quaritch*, 4° *London*).

1887. Facciola. (Luigi). Intorno a due Lepadogastrini ed un nuovo Nettastoma del mare di Sicilia (*Naturalista Siciliano*, Anno VI).

1828. Fleming (John). A History of British Animals, exhibiting the descriptive characters etc. (*Edinburgh*).

1892. Fries (B.). C. U. Ekström, and C. Sundevall, A. History of Scandinavian Fishes, second edition revised and completed by F. A. Smitt (Part I *Norstedt och Soner Stockholm*).

1894. Gadeau de Kerville (H.). Recherches sur les Faunes marines et maritimes de la Normandie, 1er voyage. Région de Granville et Iles Chausey (*Bull. Soc. Rouen*, 8°, 30e année).

1896. Gadeau de Kerville (H.). Faune de la Normandie, Fasc. 1, Reptiles, Batraciens et Poissons (*Bull. Soc. Rouen*, 8°, 32e année).

1877. Gervais (H.) et R. Boulart. Les Poissons, Synonymie, Description, Mœurs, Frai, Pêche. Iconographie des espèces composant plus particulièrement la Faune française (T. II. Les Poissons de mer. Première partie. *Paris*).

1880. Giglioli (Enrico H.). Elenco dei Mammiferi, degli Ucelli e dei Rettili ittiofagi od interessanti per la Pesca, appartenenti

alla Fauna italiana, e Catalogo degli Anfibi e dei Pesci italiani (*Esposizione internationale di Pesca in Berlino*).

1899. Grieg (James A.). Ichtyologiske notiser, II Bergens Museums Aarborg for 1898 (*Bergens Mus. Aarborg Bergen*).

1902. Grimm (O.). Fischerei und Jagd in den russischen Gewassern, Uebersetzt von G. Josephy (*Arch. Naturg.* Jahrg. 58 *Berlin*).

1850. Guichenot (A.). Exploration scientifique de l'Algérie pendant les années 1840, 1841-1842, etc. (*Zoologie : Histoire naturelle des Reptiles et des Poissons, Paris.*).

1889. Guitel (Frédéric). Recherches sur les Lepadogasters (*Arch. Zool. exp.* [2] T. IV, 1888.)

1890. Guitel (Frédéric). Sur les différences sexuelles du *Lepadogaster bimaculatus* Flem. (*C. R. Ac. Sci., Paris.* T. 111).

1892. Guitel (Frédéric). Observations sur les mœurs du Gobius minutus. (*Arch. Zool. exp.* [2] T. X).

1900. Guitel (Frédéric). Sur le rein du *Lepadogaster Gouanii* (*C. R. Ac. Sci., Paris.* 4° T. 130).

1901. Guitel (Frédéric). Sur le rein des *Lepadogaster Gouanii*, Lacépède et *Candollii*, Risso. (*Bull. Soc. Sci. Med. Ouest France, Rennes.* 8° T. X).

1902*a*. Guitel (Frédéric). Sur le rein des *Lepadogaster bimaculatus* Fleming et *microcephalus*, Brook (*Trav. scient. Univers. Rennes.* T. I, fasc. II).

1902*b*. Guitel (Frédéric). Sur le rein des *Lepadogaster bimaculatus* Fleming *bimaculatus* et *microcephalus* Brook (*Bull. Soc. Sci. Med. Ouest France, Rennes.* 8. T. XI).

1903. Guitel (Frédéric). Sur la variation du rein dans le genre Lepadogaster [4e note]. (*Arch. Zool. exp. Notes* [4]. T. I).

1861. Gunther (Albert). Catalogue of the Acanthopterygian Fishes in the Collection of the British Museum (*London*).

1843. Hamilton (Robert). Ichthyology (T. VI) British Fishes (T. II) (*The Naturalist's Library conducted by William Jardine Edinburg*).

1888. Hilgendorf. Die Fische der Azoren in H. Simroth Zur Kenntniss der Azorenfauna (*Arch. Naturg. Jahrg* [54]. *Berlin*).

1891. Holt (Ernest W. L.). On the Eggs and Larvae of Teleosteans (*Tr. Dublin Soc.* T. IV (II) [4]).

1898. Holt (E. W. L.) and L. W. Byrne. Note sans titre sur une nouvelle espèce de Lepadogaster, le *L. stictopteryx* (*P. Zool. Soc. London*).

1864. Hughes (W. R.). *Lepidogaster bimaculatus* in an Aquarium (*Zoologist* T. XXII, p. 9131).

1835. Jenyns (Leonard). A manual of British vertebrate animals : or descriptions etc. (*Cambridge.* 8°).

1883. Kent (W. Saville). Handbook of the Marine and Freshwater

Fishes of the British Islands (*International Fisheries Exhibition, The Fisheries Exhibition Literature*. T. I. *Handbooks Part* I, *London*).

1880-1881. KOLOMBATOVIC (Giorgio). Pesci delle acque di Spalato e Catalogo degli Anfibi e dei Rettili dei contorni di Spalato (*Godisnje Izvjesce o C. K. Velikoj Realci u Splitu koncem skolske godine* 1880-1881).

1882. KOLOMBATOVIC (Giorgio). Fische welche in den Gewassern von Spalato beobachtet und uberhaupt im Adriatischen Meere registrirt wurden (*Spalato*).

1885-1886. KOLOMBATOVIC (Giorgio). Imenik kraljesnjaka Dalmacije II Dio : Dvozivci. Gmazovi i Ribe (*Godisnje Izvjesce C. K. Vel. Real. u Splitu Za skolsku godinu* 1885-1886).

1800. LACÉPÈDE (B. G. E. de). Histoire naturelle des Poissons. T. II. *Paris*. 4°).

1891. LILLJEBORG (W.). Sveriges och Norges Fiskar (T. I. *Upsala*. 8°).

1800-1806. LINNAEUS (Carol.). - TURTON (Will). A general system of nature, through the three grand kingdoms of animals, vegetables and minerals, Translated, amended and enlarged by Turton (T. I. *London*. 8°).

1888. LO BIANCO (Salvatore). Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturiá sessuale degli animali del golfo di Napoli (*Mt. Stat. Neapel, Berlin*, 8°. T. VIII).

1890. MALARD (A. E.). Catalogue des Poissons des côtes de la Manche dans les environs de Saint-Waast (*Bull. Soc. Philom*, 8e série. T. II).

1862-1866. M'INTOSH. Observations on the Marine Zoology of North Uist, outer Hebrides [Coelenterata, Mollusca, Echinodermata, Gephyrea, and Pisces] (*P. R. Soc. Edinburgh*. T. V. Nov. 1862 to april 1866).

1875. M'INTOSH. The Marine Invertebrates and Fishes of St. Andrews *Edinburgh-London*).

1897. M'INTOSH. Notes from the Gatty Marine Laboratory, St. Andrews. N° XVII (*Ann. Nat. Hist* [6]. T. XIX).

1804. MONTAGU (Georges). Observations on some species of British Quadrupeds, Birds, and Fishes (*Tr. Linn. Soc. London* T. VII).

1811. An Account of Five rare Species of British Fishes (*Mem. Werner nat. hist. Soc.* T. I).

1881. MOREAU (Emile). Histoire naturelle des Poissons de la France (*Paris*. T. III).

1892. MOREAU (Emile). Manuel d'Ichthyologie française (*Paris*).

1860. NARDO (Gio. Domenico). Prospetti sistematici degli animali delle provincie Venete e del Mare Adriatico, etc. (*Atti Ist. Veneto* T. IV [3]. *Venise* 8°).

1855. NILSSON (S.). Skandinavisk Fauna (T. IV. Fiskarna *Lund*. 8°).

1870. Ninni (Alessandro). Enumerazione dei Pesci delle Lagune e Golfo di Venezia (*Annuario Soc. Nat. Modena* An. V).

1898. Parona (Corrado). La Pesca maritima in Liguria (*Atti Soc. Ligustica*. T. IX. *Genova*).

1776. Pennant (Thom.). British Zoology (T. III, class. III. Reptiles, IV. Fish. *Warrington*).

1866. Perugia (Alberto). Catalogo dei Pesci dell'Adriatico (*Trieste*, 4° C. Coen).

1881. Perugia (Alberto). Elenco dei Pesci dell'Adriatico (*Milano*, 4° *Hoepli*).

1846. Plucar (E.). Der Fischplatz zu Triest oder Aufzahlung und populare Beschreibung, etc. (*Triest, Ernst Vorner*, 8°).

1897. Pruvot (G) Essai sur les fonds et la faune de la Manche occidentale (Côtes de Bretagne) comparés à ceux du Golfe de Lion (*Arch. Zool exp.*, [3], T. V).

1810. Risso (A.). Ichthyologie de Nice ou Histoire naturelle des Poissons du département des Alpes-Maritimes (*Paris, F. Schoell*, 8°).

1820. Risso (A.) Mémoire sur quelques Poissons observés dans la mer de Nice. (*Journ. Phys, Chim. Hist. nat.*, T. XCI).

1826. Risso (A.) Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale et particulièrement de celles des environs de Nice et des Alpes-Maritimes. (*Paris*, 1826, T. III.)

1846. Sassi (Agostino). Pesci, Descrizione di Genova e del Genovesato. (T. I, *Genova*).

1900. Scott. The Fishes of the Firth of Clyde. (*Rep. Fish. Board Scotland*, T. XVIII, for 1899. Part. III. *Scientific Investigations, Glascow*).

1804. Shaw (Georges). General Zoology or Systematic natural History. T. V. Part. II, Pisces, *London*).

1898. Sicher (Enrico). I Pesci e lo pesca nel Compartimento di Catania con deu note sui generi *Laemargus* e *Maena*. (*Atti Acc. Gioen*, 75me année [4], T. XI, *Catania*).

1886. Smith (W. Anderson). Notes of the Sucker Fishes *Liparis* and *Lepadogaster* (*P. Phys. Soc., Edinburgh*).

1868. Steindachner (Franz). Ichthyologischer Bericht uber eine, nach Spanien und Portugal unternommene Reise (6e Fortset.) Ubersicht der Meersfische an den Kusten Spaniens und Portugals (2e Fortset.). (*SB. Ak. Wien*, 57e Band I Abth).

1884. Storm (V.). Bidrag til Kundskab om Throndhjemsfjordens Fauna. V. Om de i Fjorden forekomme Fiske (*Norske Selsk. Skr. Throndhjem*, 8°, T. XIII, 1883).

1880. Stossich (M.). Prospetto della Fauna del Mare Adriatico. (*Boll. Soc. Adriat.* T. V.).

1839. Swainson (William). The Natural History of Fishes, Amphi-

bians and Reptiles or Monocardians animals. (T. II, *London*).

1837. TEMPLETON (Robert). Irish Vertebrate Animals; selected from the Papers of the late John Templeton. (*Mag. nat. Hist. and Jour. Zool., Bot., Miner., Geol., and Meteor. by Edward Charlesworth* (New series), T. I).

1835. THOMPSON (of Belfast). Communication sans titre faite à la Société Zoologique de Londres. (*Proc. Zool. Soc. London*, part. III).

1837. THOMPSON (Wm.). Communication sans titre lue le 4 nov. 1831. (*Tr. Linn. Soc. London*, vol. XVII.

1856. THOMPSON (Wm.). The Natural History of Ireland. (T. IV. *Mammalia, Reptilia and Fishes also Invertebrata, London.*)

1875. TROIS (Enrico Filippo). Prospetto sistematico dei Pesci dell'Adriatico e Catalogo della Collezione ittiologica del Roy. Istituto Veneto. (*Atti Ist. Veneto* [V], T. 1, *Venezia*, 8°).

1807. TURTON (Will.). The British Fauna, containing a compendium of the zoology of the British Islands; arranged according to the Linnean system. (12°. *Swansea*).

1851. WHITE (A.). List of the specimens of british animals in the coll. of British Museum (partie 8).

1836. YARREL (William). A History of British Fishes. (1re ed. *London*, 8°. *J. van Voorst*, T. II).

1841. YARREL (William). Le même ouvrage. (2e ed. *London*, 8°. *J. van Voorst*).

1859. YARREL (William). Le même ouvrage. (3e ed. *London*, 8°. *J. Richardson*).

TABLE DES MATIÈRES

Explication de la planche

PLANCHE XV

Toutes les figures sont représentées à un grossissement de deux diamètres.

Fig. 1. *Lepadogaster bimaculatus* femelle adulte de 33mm. de longueur vu par la face dorsale.

2. Le même vu par la face latérale gauche. La teinte argentée des aires claires de la face latérale de la tête a été omise.

3. Le même vu par la face ventrale.

4. *Lepadogaster bimaculatus* mâle adulte de 44mm. de longueur vu par la face dorsale.

5. Le même vu par la face latérale droite.

6. Le même vu par la face ventrale.

7. *Lepadogaster microcephalus* femelle adulte de 32mm. de longueur vu par la face dorsale. Individu à marbrure marron en réseau.

8. *Lepadogaster microcephalus* femelle adulte de 30mm. de longueur vu par la face dorsale. Individu à marbrures vertes.

9. Le même vu par la face latérale gauche.

10. *Lepadogaster microcephalus* femelle adulte de 30mm. de longueur vu par la face dorsale. Individu à coloration jaune verdâtre uniforme.

11. *Lepadogaster microcephalus* mâle jeune (Roscoff 9 août) de 27mm de longueur vu par la face dorsale. Cet animal ne peut être distingué de la femelle, car il ne possède encore aucun des caractères sexuels secondaires du mâle : saillie des joues, taches noires de la dorsale et de l'anale, marbrures rouges de la région sous-hyoïdienne.

Fig. 12. *Lepadogaster microcephalus* mâle jeune (Roscoff 1er août) de 31mm. de longueur vu par la face dorsale. Cet individu appartient à la forme vert marbré typique. Il n'est pas encore adulte, car il manque encore des taches noires de la dorsale et de l'anale et des taches rouges de la région sous-hyoïdienne, mais ses joues commencent à acquérir la saillie typique du mâle adulte ce qui permet de reconnaître son sexe.

13. *Lepadogaster microcephalus* mâle adulte de 46mm. de longueur vu par la face dorsale. Cet individu, apte à la reproduction, possède tous ses caractères secondaires : saillie des joues extrêmement prononcées, taches noires des nageoires dorsale et anale, taches rouges de la région sous-hyoïdienne, etc.

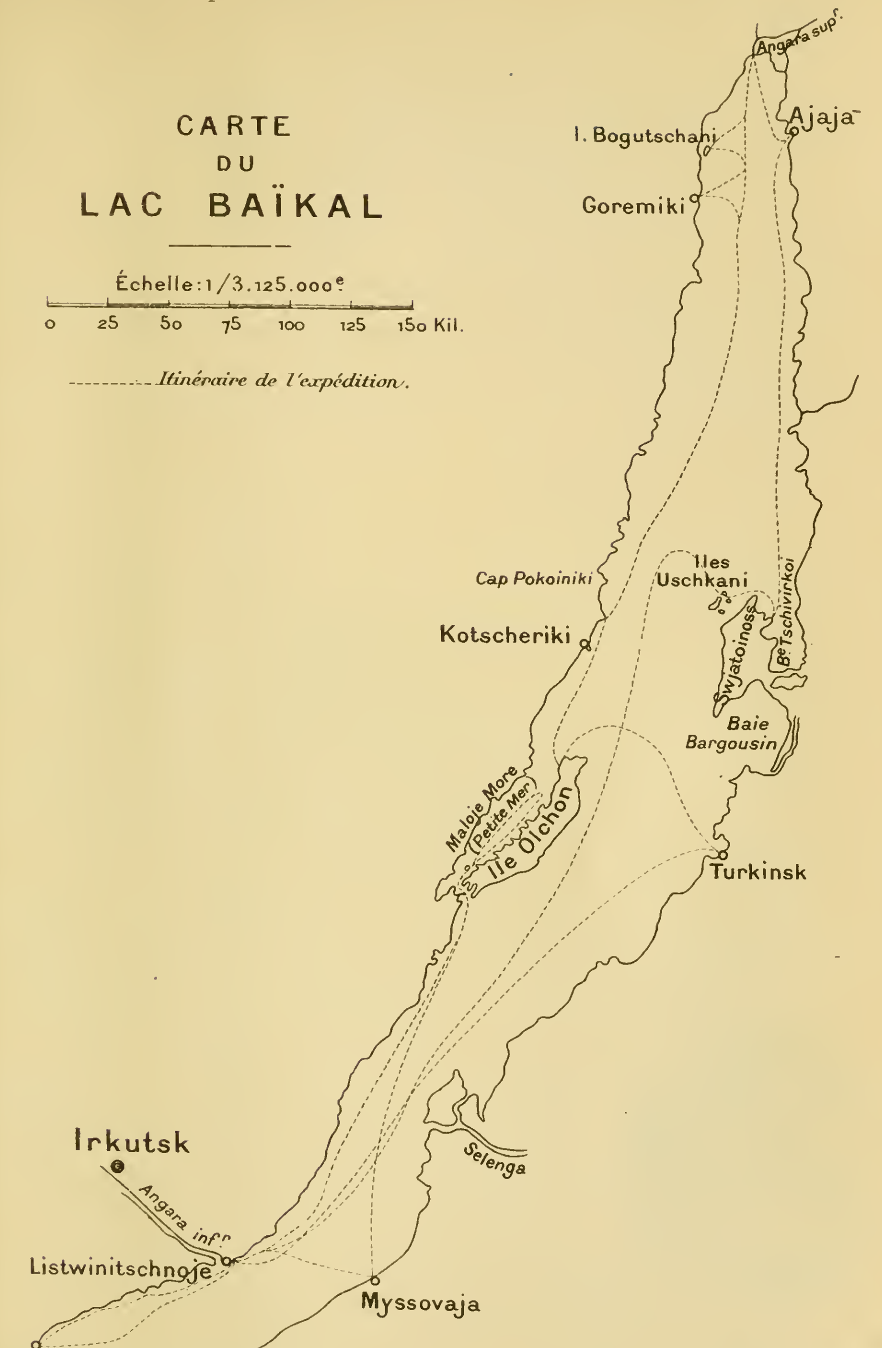
14. Le même vu par la face latérale droite pour montrer les taches noires de la dorsale et de l'anale. Les papilles périanales n'ont pas été représentées.

15. Tête du même vue en dessous pour montrer les taches rouges et pourpre de la région sous-hyoïdienne.

INDEX ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

4e SÉRIE, TOME II

37.668. — Versailles, Société anonyme des Imprimeries Gérardin.

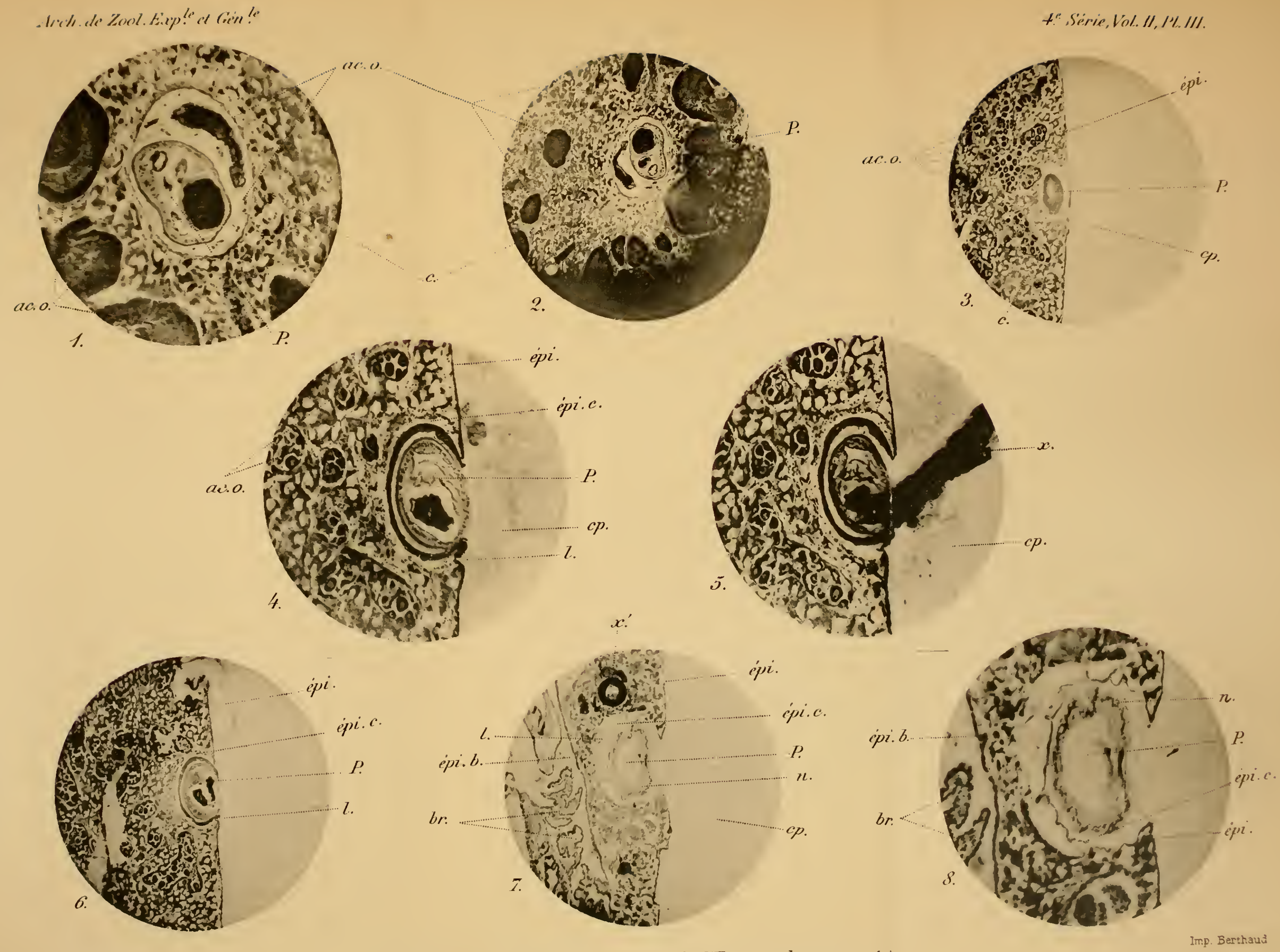


E. Morieu, Gr.

Librairie C. Reinwald



Larves d'Asterias glacialis.



Boutan. phot.

Formation des Perles. *(Stade de l'Encapuchonnement.)*

Imp. Berthaud



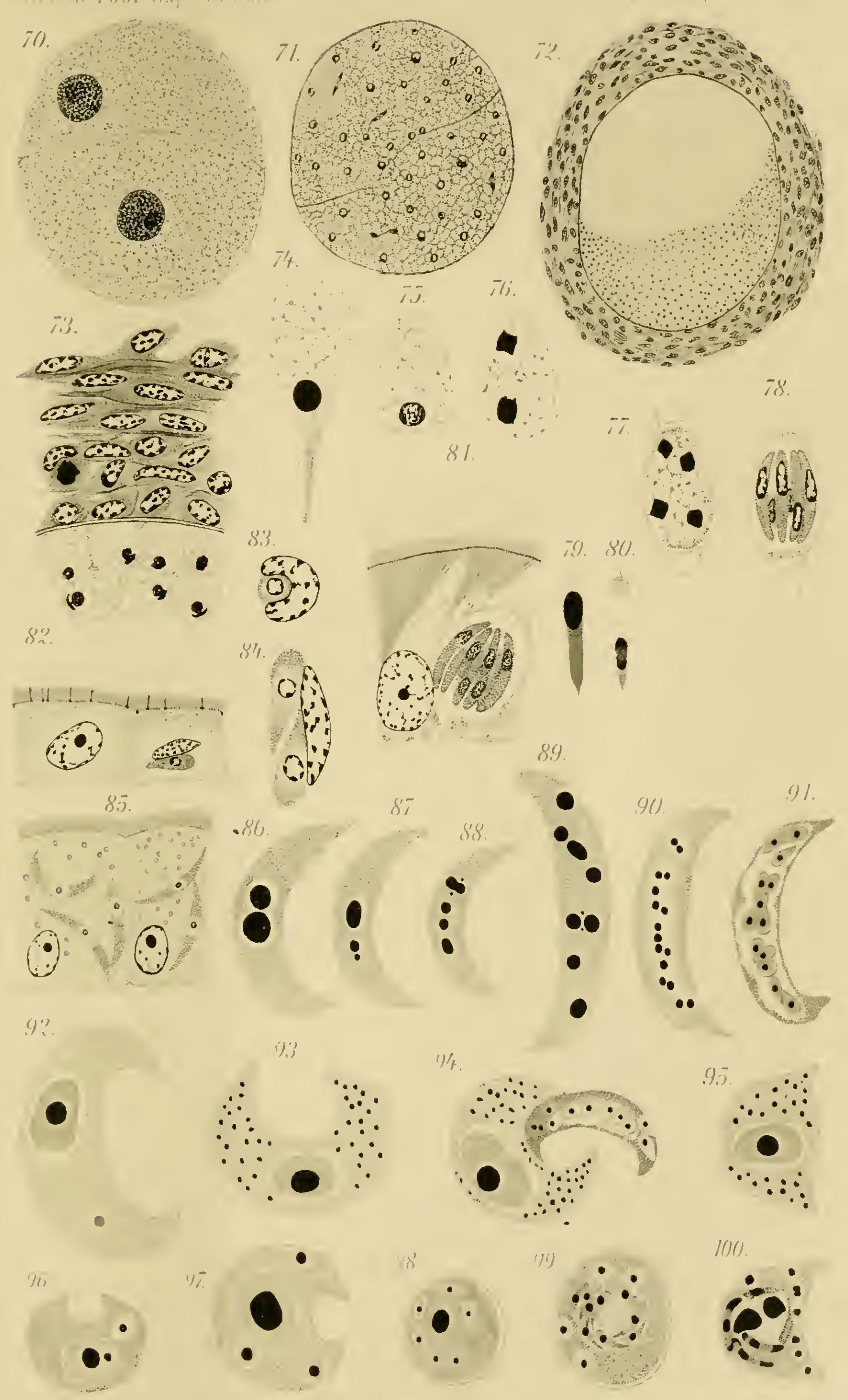
Annélides polychètes (Intestin).

34. 35. 36. 37. 38. 39. 40. 41. 42. 43. 44. 45. 46. 47. 48. 49.

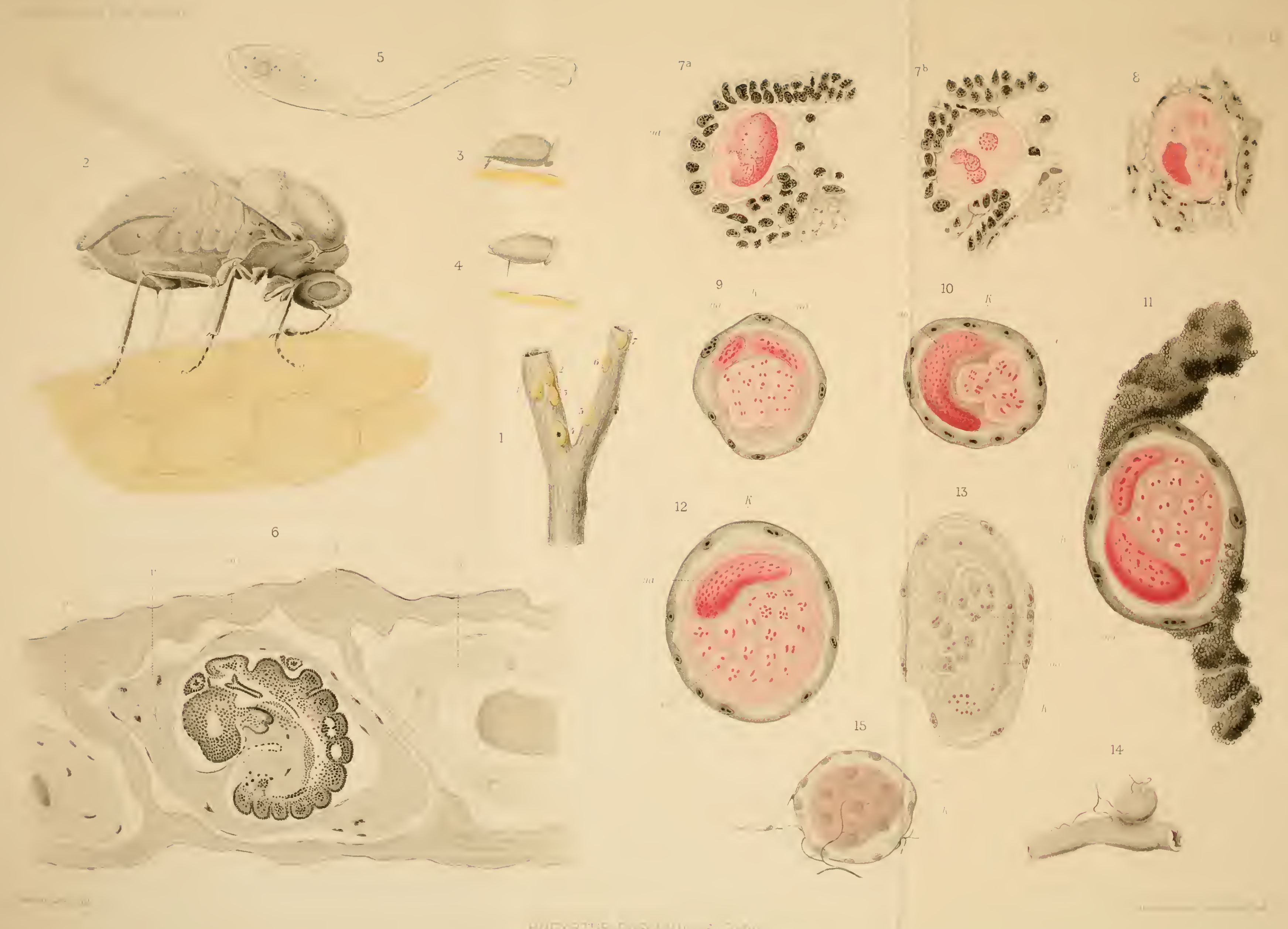
Annélides polychètes (Intestin).



Annélides polychètes (Intestin).



Sporozoaires parasites de Lagis Koreni Mgr.



5
7a
7b
8
3
2
4
9
10
11
1
6
12
13
15
14

16

mo

na

K

Tr

Tr

K

na

17

mo

19

K

a

mo

18

K

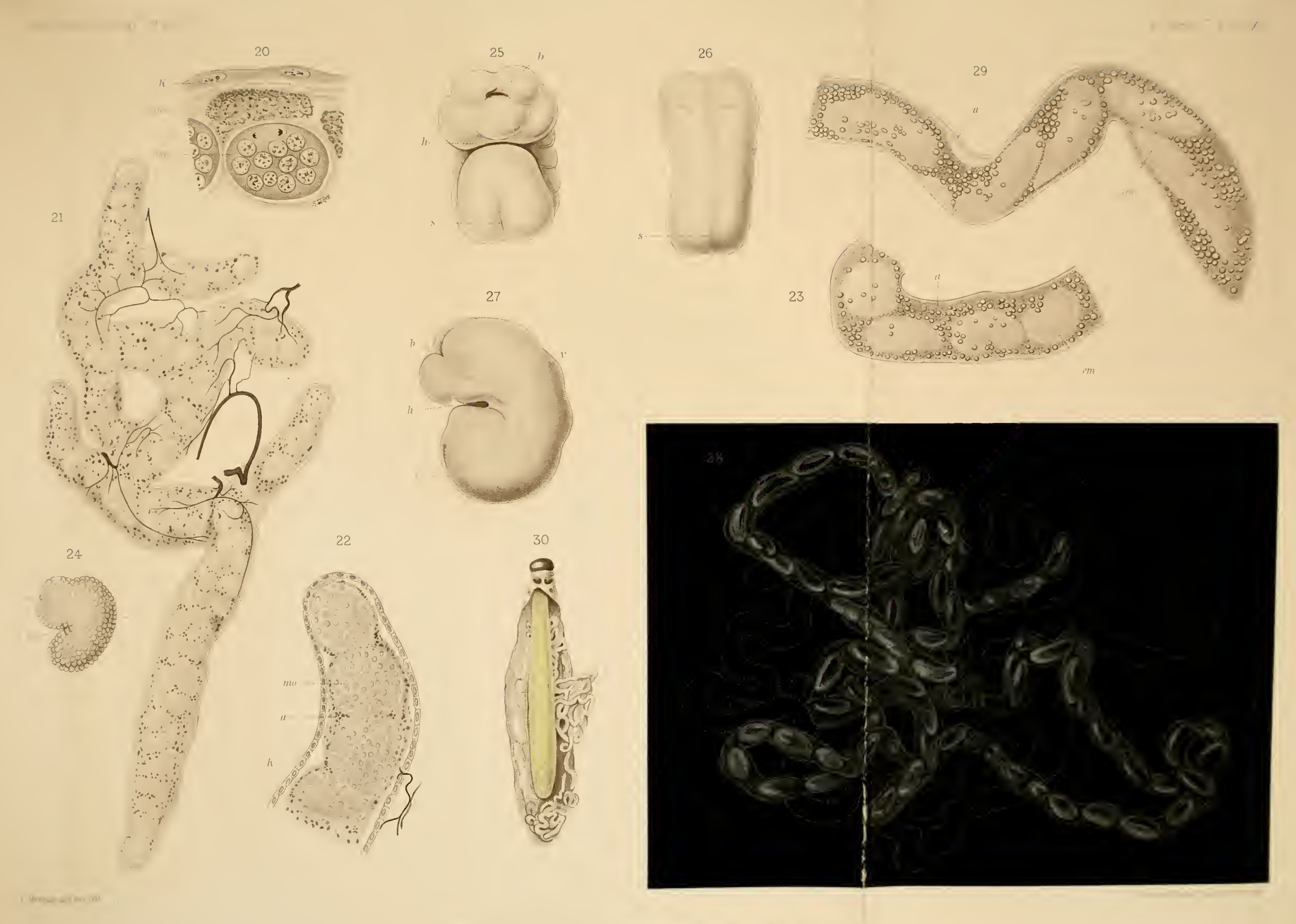
na

mo

P. Marchal ad nat. del.

Imp. et Wrm. lith.

Développement de l'ENCYRTUS FUSCICOLLIS Dalm.



Développement de l'EN[illegible] Dalm.



Développement de l'HOLOTHURIA FLORIDANA [illegible]

36 37 38 39 40 42 45

41

43

44

46

47

48

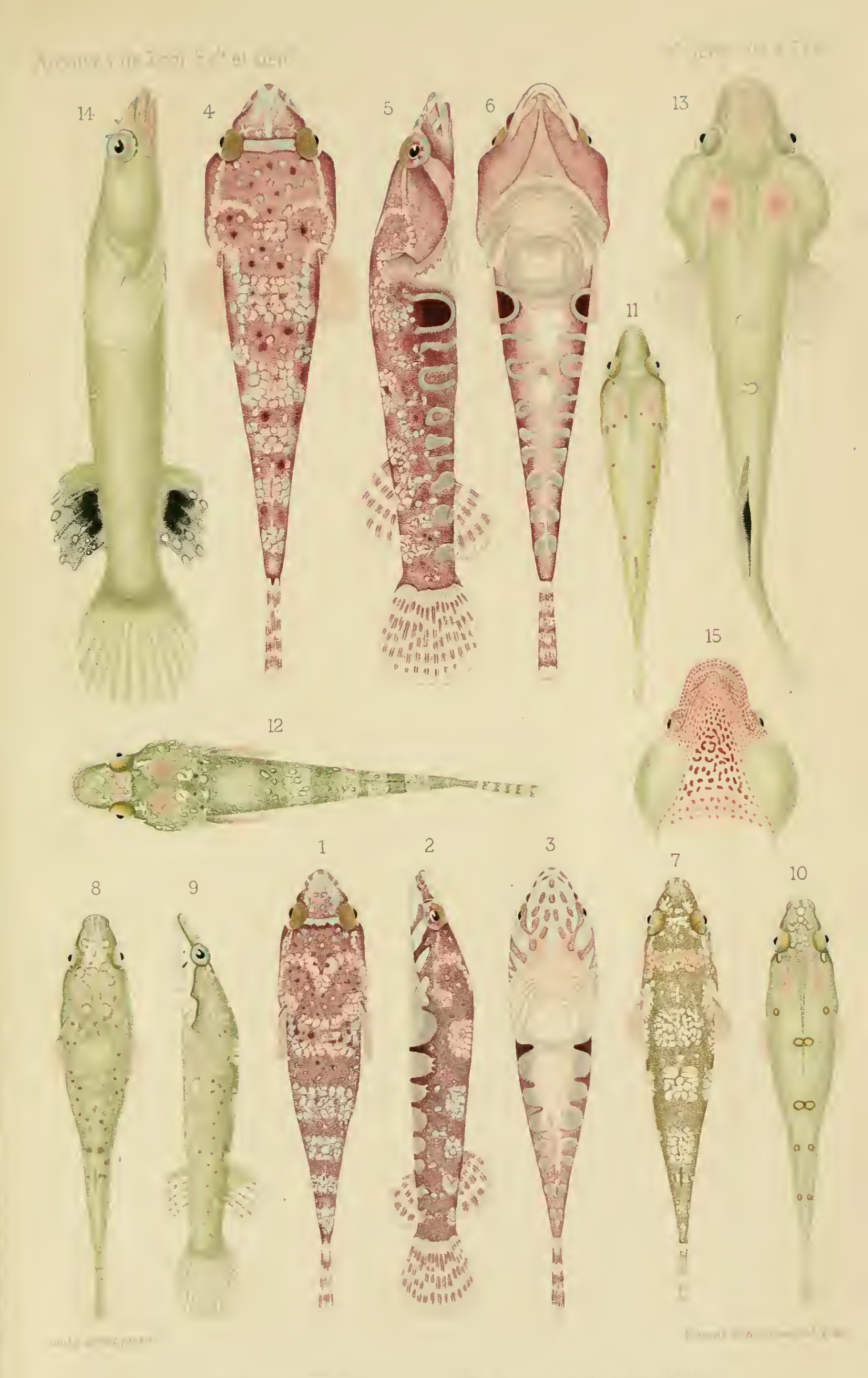
49

50

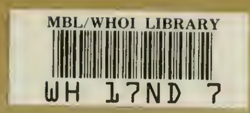
cmb
na
am
end
ch
vc
tm
h
ms
sp
op



OPALINA SATURNALIS n. sp.



LEPADOGASTER BIMACULATUS & MICROCEPHALUS


MBL/WHOI LIBRARY
WH 17ND 7